

ÉCOLE DOCTORALE
ENERGIE, MATERIAUX, SCIENCES DE LA TERRE ET DE L'UNIVERS

Irstea Nogent-sur-Vernisson, Equipe Biodiversité

THÈSE présentée par :
Samantha BAILEY

soutenue le : **02 octobre 2014**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : Ecologie des communautés d'abeilles

**Quelle est la contribution des lisières forestières à
la structuration des assemblages d'abeilles
sauvages dans les paysages agricoles ?**

THÈSE dirigée par :

Christophe BOUGET
Philip ROCHE

Ingénieur-Chercheur HDR, Irstea Nogent-sur-Vernisson
Directeur de Recherche, Irstea Aix-en-Provence

RAPPORTEURS :

Françoise BUREL
Pierre RASMONT

Directrice de Recherche, CNRS de Rennes
Professeur, Université de Mons (Belgique)

JURY :

François LIEUTIER
Françoise BUREL
Aude VIALATTE
Philippe JEANNERET
Pierre RASMONT
Bernard VAISSIERE

Professeur, Université d'Orléans
Directrice de Recherche, CNRS de Rennes
Maitre de Conférence, INP-ENSAT Toulouse
Directeur de Recherche Agroscope (Suisse)
Professeur, Université de Mons (Belgique)
Chargé de Recherche, INRA d'Avignon

A ma maman, qui m'a appris l'essentiel
A ma fille, qui me le réapprend chaque jour
Et à ceux qui viendront...

Remerciements

Je n'oublie pas que cette thèse s'est appuyée sur un travail collectif, c'est pour quoi je ne me soustrairai pas à l'exercice délicat des remerciements. Malgré un grand soin, je sens la difficulté à n'oublier personne alors que ceux qui se reconnaîtront me pardonne.

C'est tout d'abord à Christophe BOUGET, mon co-directeur de thèse, que j'adresse toute ma reconnaissance pour avoir cru en moi. Je le remercie pour sa disponibilité, pour ses conseils, sa rigueur, son écoute, sa patience et sa bienveillance dans chacune des étapes de cette aventure pleine de rebondissements...

Je n'oublie pas Philip ROCH, également co-encadrant de cette thèse, même de loin, qui a toujours répondu à mes demandes.

J'adresse également de grands remerciements à l'ensemble des membres de mon comité de thèse : Emilie Andrieu, Eric Dufrêne, Serge Gadoum, Mickaël Henry et Michaël Terzö, pour leurs conseils avisés, leur rigueur scientifique et leur gentillesse tout au long de cette thèse.

Merci également à Françoise Burel et Pierre Rasmont pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse et à Philippe Jeanneret, Bernard Vaissière et Aude Vialatte pour avoir accepté d'en être les examinateurs.

Un grand merci également à Carl Moliard, mon technicien préféré, et Nicolas Lagarde élu à l'unanimité meilleur stagiaire de l'année 2011. Merci pour le ponçage et la peinture des seaux, la mise en place des piquets, pour les centaines de litres de liquide transportés, les heures de conduites dans le B90, les heures et mois de pré-tri, de montage et d'étiquetage de ces milliers d'abeilles qui ont suivi. Merci également à Benoit Nusillard et Julien Fleury pour leur aide précieuse au laboratoire même par intermittence. Merci à tous pour votre bonne humeur et votre enthousiasme malgré un travail très répétitif, j'aurais aimé avoir à retravailler avec vous.

Mes remerciements vont également à l'ensemble des personnes qui ont identifiées ces milliers d'abeilles. Merci à Eric Dufrêne pour les *Nomada* et les années successives à Orsay lors des journées *Apoidea Gallica*, merci à David Genoud pour les *Andrena* et les astuces pour de

bonnes pré-identifications ainsi que Sébastien Patiny qui m'a reçu chez lui avec mes dizaines de boîtes d'Andrènes la 1^{ère} année, merci à Alain Pauly qui m'a reçu au Museum de Bruxelles pour l'identification des *Halictus* et des *Lasioglossum* et pour m'avoir fait découvrir ces deux groupes passionnants, merci enfin à Pierre Rasmont qui m'a reçu à l'Université de Mons pour l'identification des *Bombus*, pour m'avoir montrée la complexité de leur identification et pour d'autres découvertes sur la vie des tortues ou l'aérodynamisme !!! Merci à tous pour ces nombreuses heures passées sous la loupe binoculaire, dans les livres ou tirés à part afin que j'obtienne un jeu de données de haute qualité. Merci pour votre passion communicative lors de nos nombreuses rencontres, j'espère de tout cœur qu'il y en aura d'autres !!!

Merci aux nombreux propriétaires de parcelle que j'ai contacté et parfois rencontré, merci aux chambres d'agriculture du Cher, du Loiret, de l'Aube et de l'Yonne, merci aux différents GDA, au CA.PRO.GA La Meunière, aux différents CTIFL, à la Coopérative des producteurs de pomme de Saint Martin d'Auxigny, à la Société RTE, aux agents ONF et la Mairie de Nogent-sur-Vernisson. Votre aide soutenue dans mes recherches de parcelles « idéales » m'a été d'un grand secours surtout au vu du printemps particulièrement précoce de 2011 !!! Merci pour votre gentillesse et pour avoir accueilli ce projet sans a priori et en gardant l'esprit toujours ouvert.

Merci aussi à la Région Centre, à la Société RTE et Irstea pour les financements de cette thèse et du matériel.

J'adresse également mes remerciements à l'ensemble du personnel Irstea, Philippe Guillemard et Gilles Bergevin pour leurs nombreux sauvetages informatiques, Hilaire Martin et Anne Villemey pour leur aide précieuse et indispensable en SIG, Frédéric Archaux et Richard Chevalier pour les données complémentaires sur les projets Bilisse et RTE, Frédéric Gosselin pour ses conseils statistiques, Sonia Launay pour les références « introuvables », Françoise Dumas, Dominique Ballon, Gisèle Vilaine, Josette Baptiste, Sylvie Bourgeois et Sylvie Leroux pour toute la partie administrative, Guilhem Parmain pour son soutien et sa disponibilité durant les derniers mois, Marie Baltzinger pour avoir expérimenté des mesures de pollinisation dans les vergers et tous ceux que j'ai croisé quelques heures ou quelques mois dans ces locaux, vous avez tous contribué de près ou de loin à la réalisation de cette aventure exceptionnelle. Merci à vous également pour les repas, les méchouis, les spectacles de Noël ou soirée Cabaret qui sont venus ponctuer ces années de moments tout à fait mémorables !!! J'ai également une pensée

particulière pour Emmanuelle Dauffy-Richard et sa famille, pour sa gentillesse, pour m'avoir fait confiance la première à Irstea sur les Carabes, pour ses conseils et astuces de maman, pour ses mots rassurants, pour me rappeler sans cesse le plus important, pour la couleur des blés et celle des cerises et pour la mémoire de l'Orme d'Adou...

Merci aux équipes de l'INRA de Toulouse, Marc Deconchat, Philippe Caniot, Annie Ouin, Jérôme Willm, Bruno Dumora, Martin Vigan et de Bordeaux, Luc Barbaro, Inge Van Halder et à tous ceux que j'aurais malheureusement oubliés pour le terrain réalisé dans ces zones.

Merci aussi aux ami(e)s de toujours pour les appels à n'importe quelle heure juste pour parler de tout et de rien, merci aux ami(e)s de quelques heures ou quelques jours pour les bons moments. Merci à tous les passionnés rencontrés lors de colloques, congrès ou formations pour nos échanges toujours enrichissants sur nos expériences.

Merci à Benoit, pour sa patience, bien que pas à toute épreuve ;o), merci pour les bons petits plats et les randonnées, merci surtout pour notre fille qui est arrivée pendant cette thèse. Merci à mon petit ange pour tout cet amour, tu m'as permis d'appréhender cette fin de thèse sereinement.

Enfin je souhaite remercier ma famille sans qui rien de tout ceci n'aurait été possible. En particulier ma maman pour son soutien indéfectible, pour son 6^{ème} sens, pour le BTA et ce qui en a suivi... Merci aussi à papa pour m'avoir permis de faire des études aussi longues et dans les meilleures conditions possibles. Merci à tous les autres d'avoir été là.

Je ne peux terminer ces remerciements sans adresser un petit clin d'œil passionné à ces milliers d'abeilles, support de ce qui suit.

SOMMAIRE

Récapitulatif des figures.....	5
Récapitulatif des tableaux.....	9
Récapitulatif des encarts.....	9
Introduction générale	11
I. Diversité des abeilles sauvages et traits de vie.....	13
II. Capacité de dispersion des abeilles	16
II.1. Différentes mesures pour différents résultats.....	16
II.2. Dispersion et paysage	18
III. Déclin des abeilles sauvages	20
III.1. Faits et chiffres	20
III.2. Causes.....	22
III.3. Conséquences	24
III.3.1. Pour la flore sauvage	24
III.3.1.1. Importance de la diversité des abeilles pour les communautés florales.....	24
III.3.1.2. Effet de la dilution des pollinisateurs sur d'autres ressources.....	28
III.3.2. Pour les plantes cultivées	29
III.3.3. « Buzziness as usual » ou réelles menaces ?	32
IV. <i>Apis mellifera</i> versus abeilles sauvages; putting pollen in more than one basket!	33
V. Vers une approche globale des paysages agricoles : complémentarité des habitats semi-naturels et des cultures entomophiles dans le paysage ?	39
V.1. Complémentation/supplémentation d'habitat : cadre théorique	39
V.2. Complémentation/supplémentation d'habitat : cas des abeilles	43
V.3. Importance des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles	46
V.4. Impact mitigé des cultures entomophiles	52
V.4.1. Effets de ces abondantes ressources florales sur les abeilles.....	52
V.4.2. Effets de ces abondantes ressources florales sur la pollinisation.....	55
V.4.3. Les cultures entomophiles abritent aussi des ressources florales alternatives et des sites de nidifications ?	58
V.4.3.1. Synergies ou compétition florales pour les pollinisateurs ?.....	58
V.4.3.2. Nidification dans les cultures	59
V.5. Habitats semi-naturels et parcelles cultivées : impact sur les pollinisateurs et la pollinisation à l'échelle du continent européen	61

VI.	L'amplitude des effets d'un élément paysager ou d'une mesure agro-environnementale sur les populations d'abeilles dépend du contexte agricole	67
VII.	Cas particulier des habitats forestiers dans les paysages agricoles	69
VIII.	Quelles conditions d'habitat pour les abeilles sauvages en lisière champ/forêt?.....	76
IX.	Contexte et problématique de la thèse	77
IX.1.	Présentation du projet BILISSE	77
IX.2.	Présentation du projet RTE	78
IX.3.	Objectif général de la thèse	79
IX.4.	Positionnement du présent travail dans un contexte général.....	79
IX.5.	Questions de recherche et organisation du manuscrit.....	81
X.	Chapitre 1: Synthèse quantitative	89
	Are arthropod-mediated ecosystem services or dis-services driven by landscape forest cover or distance to forest edge in agricultural landscapes? (article soumis au journal : Agriculture, Ecosystems and Environment)	89
XI.	Chapitre 2 : Matériels et méthodes	123
XI.1.	Présentation des sites d'étude	125
XI.2.	Choix du colza et des vergers de pomme	127
XI.2.1.	Contribution des abeilles au service de pollinisation de ces deux cultures.....	127
XI.2.2.	Quelques caractéristiques de ces cultures.....	129
XI.3.	Choix des interfaces cultures/habitats semi-naturels	129
XI.4.	Echantillonnage des abeilles	130
XI.4.1.	Méthode de capture.....	130
XI.4.2.	Protocole colza en 2010	132
XI.4.3.	Protocole colza et verger de pomme en 2011	132
XI.4.4.	Protocole tranchées THT en 2011	134
XI.5.	Tri, montage et identification des spécimens.....	135
XI.6.	Relevés botaniques.....	137
XI.6.1.	En 2011 dans les vergers et les colzas.....	137
XI.7.	Analyses statistiques	138
XII.	Chapitre 3 : Influence de la distance à la lisière forestière sur les abeilles présentes dans le colza :	139
	Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. (article publié dans : Ecology and Evolution).....	139

XIII. Chapitre 4 : L'importance des lisières forestières, en tant qu'habitat davantage favorable aux abeilles que le cœur de champ, varie-t-elle en fonction de l'intensité des pratiques agricoles réalisées dans la culture adjacente ? (short note en préparation)	161
XIV. Chapitre 5 : Y'a-t-il complémentarité spatio-temporelle des lisières entre champ et trois types de milieux adjacents (forêt, jachère, grande culture) dans leur utilisation par les abeilles ? (article en préparation).....	173
XV. Chapitre 6 : Les abondances d'abeilles observées dans les tranchées intra-forestières varient-elles selon les saisons en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ? Ces tranchées abritent-elles plus d'abeilles après la floraison du colza lorsqu'elles sont dans un contexte paysager riche en colza comparées à des tranchées dans un contexte paysager pauvre en colza ? L'intérêt des abeilles pour ces tranchées varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ? Ces questions sont présentées sous forme d'un chapitre rédigé en français.....	195
XVI. Chapitre 7 : Discussion générale.....	213
XVI.1. Rappel de la problématique	215
XVI.2. Limites de ce travail et difficultés rencontrées ?.....	216
XVI.2.1. Atouts et limites de la méthode de piégeage utilisée.....	216
XVI.2.2. L'obstacle taxonomique	216
XVI.3. Principaux résultats	218
XVI.3.1. Etat des connaissances sur le groupe.....	218
XVI.3.2. Apport de cette thèse sur la répartition géographique du groupe.....	219
XVI.3.3. Quel rôle écologique des lisières forestières pour les abeilles ?	220
XVI.3.3.1. Les lisières forestières comme sites de nidification.....	220
XVI.3.3.2. Les lisières forestières offrent aussi le couvert	224
XVI.3.3.3. Les lisières forestières comme abris et sites d'hivernation	227
XVI.4. Précisions sur les processus de complémentarité spatiale et temporelle : leçon méthodologique.....	228
XVI.5. Précisions sur « l'outil DIT »	229
XVI.6. Précisions sur l'exclusion des mâles et des parasites lors de l'utilisation de la DIT	229
XVI.7. Réflexion générale sur la gestion du linéaire de lisière et son intégration dans l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles mosaïque	230
XVI.7.1. Comment gérer les lisières agro-forestières pour maximiser leur intérêt écologique ?	230
XVI.7.2. Intégration des lisières forestières dans l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles mosaïque.....	232
XVI.7.3. Outils réglementaires	235

Le « mot » de la fin.....	236
Bibliographie	237
Annexes.....	259
Annexe 1 : Photographies	261
Annexe 2 : La pollinisation, un service écosystémique	265
1. Notion, définitions des services écosystémiques en général	265
2. La pollinisation.....	266
Annexe 3 : Cartes de répartition des sites d'étude	269
Annexe 4 : Ensemble des travaux auxquels nous avons participé pendant ces trois années et investissement de l'équipe Irstea Nogent	271
Annexe 5 : Liste des taxons contactés pendant cette thèse	273
Annexe 6 : Propositions d'études complémentaires.....	275
1. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des sites de nidification	275
2. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des ressources florales.....	275
3. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des sites d'hibernation	277
4. Estimation du service rendu	277
Annexe 7 : Valorisations dans le cadre de cette thèse et activités d'enseignement	279
Résumé long	283

Récapitulatif des figures

Figure 1 : Répartition des espèces d'abeilles sauvages de France, au sein des différentes familles (d'après Rasmont et al. 1995)	13
Figure 2 : Représentation schématique de 3 cycles de vie.	15
Figure 3 : Distance Inter Tégulaire figurée en jaune sur <i>Halictus</i> sp (crédit photo : Benoit Nusillard)	16
Figure 4 : Distance maximale de déplacement de plusieurs espèces d'abeilles recensée dans plusieurs études.....	18
Figure 5 : Nombre de vols de bourdons observés entre les tâches fleuries (A, B et C) de <i>Phacelia tanacetifolia</i> connectées par des éléments linéaires artificiels (a, b) et une haie naturelle existante (c), schématisée par le rectangle noir.	20
Figure 6 : Représentation des principales causes de déclin des pollinisateurs (images a à d) et leurs relations (flèches E à J).	23
Figure 7 : Résumé de l'expérimentation et des caractéristiques sur lesquelles se fondent les groupes fonctionnels des pollinisateurs (à gauche) et des plantes (à droite). Au milieu, les flèches reliant les têtes d'insectes aux deux types de fleurs montrent le réseau de pollinisation théorique lorsque tous les groupes fonctionnels sont présents (Fontaine <i>et al.</i> 2006).	25
Figure 8 : (a,b) Production de semences de la communauté de plantes en fonction du nombre d'espèces d'abeilles présentes dans une cage.....	26
Figure 9 : Complémentarité fonctionnelle des abeilles dans les choix de visites des fleurs.	26
Figure 10 : Conceptualisation de la complémentarité des espèces à différentes échelles et mécanismes d'interactions plantes-pollinisateurs dans la communauté et leurs effets sur les pollinisateurs et les plantes.	27
Figure 11 : Relation entre le pourcentage de colza (% OSR) dans des paysages de rayon 1 km et le succès reproducteur de <i>Primula veris</i> dans les prairies, mesuré par le nombre moyen de graines produites.	28
Figure 12 : Niveau de dépendance des cultures à pollinisation animale (produites pour l'alimentation humaine) vis-à-vis de la présence des pollinisateurs.	30
Figure 13 : Répartition spatiale de la vulnérabilité de l'agriculture par pays.	31
Figure 14 : Effet du taux de visite des abeilles sauvages (A) et d' <i>Apis mellifera</i> (B) sur la production des cerisiers.	34
Figure 15 : Effets des perturbations sur l'abondance de différents groupes d'abeilles (Méta-analyse)...	35
Figure 16 : Nombre moyen de graines par fruit sur les pieds de citrouilles étudiés en relation avec le nombre d'espèces d'abeilles quantifiées sur ces mêmes pieds.	35
Figure 17 : Hauteur des fleurs et périodes auxquelles chaque espèce d'abeilles visite préférentiellement les fleurs de citrouilles.....	36
Figure 18 : Représentation schématique des visites des fleurs d'amandier dans différentes parties de l'arbre [top interior (TI), top exterior (TE), bottom interior (BI), and bottom exterior (BE)], dans des vergers avec une faible ou une forte diversité de pollinisateurs et dans des conditions environnementales différentes, dans ce cas, la vitesse du vent.....	37
Figure 19 : Impact de la présence de différents pollinisateurs sur les mouvements d' <i>Apis mellifera</i> , l'efficacité de pollinisation et la production de fruit des vergers d'amandiers..	38
Figure 20 : Processus de complémentarité (à gauche) et de supplémentation (à droite) du paysage.	40
Figure 21 : Modèle de colonisation cyclique proie/prédateur entre les cultures et les habitats semi-naturels adjacents	41

Figure 22 : Illustration de l'effet de la supplémentation non indispensable sur l'abondance d'une espèce dans deux paysages.....	42
Figure 23 : Complémentation ou supplémentation entre la culture et l'habitat semi-naturel adjacent et ses conséquences sur la régulation des pestes.....	42
Figure 24 : Les deux processus de (a) complémentation, et (b) supplémentation adapté aux abeilles....	44
Figure 25 : Caractéristiques morphologiques des mâles et des femelles reflétant une utilisation différente des paysages.	45
Figure 26 : Représentation simplifiée de l'utilisation du paysage par les femelles (déplacements en rose) et par les mâles et cleptoparasites (déplacements en bleu).	45
Figure 27 : Relation entre la richesse spécifique (a), le taux de visites (b) de pollinisateurs en fonction de l'isolement par rapport aux habitats naturels.....	47
Figure 28 : Richesse spécifique des abeilles sauvages et des bourdons en fonction de la proportion en habitats semi-naturels.....	47
Figure 29 : Effet de la proportion d'habitats semi-naturels autour de vergers de cerisiers dans un rayon de 1 km, sur la production de cerise (a) et le taux de visite par les abeilles sauvages (b).....	48
Figure 30 : Carte d'utilisation des terres et des mouvements de pollen sur l'aire d'étude à Maule au Chili	50
Figure 31 : Pollinisation dans des habitats fragmentés. Représentation schématique des mouvements de pollinisateurs (flèches) entre les plantes (x) à travers différents habitats (rectangles gris).....	51
Figure 32 : Nombre moyen (+/- écart type) de cellules de couvain d' <i>Osmia bicornis</i> trouvées dans les nids pièges installés dans (A) les champs de colza adjacents à des prairies (n=17) ou isolés (n=17, modèle avec données en présence absence) et dans (B) les prairies adjacentes à des champs de colza (n=17) ou isolés (n=16, modèle avec nombre de cellules de couvain).....	54
Figure 33 : Dilution des abeilles à l'échelle paysagère dans le colza et ses conséquences sur l'abondance des pollinisateurs et la production de graines.	55
Figure 34 : (A) Mouvement des pollinisateurs depuis les habitats semi naturels jusqu'aux champs de colza lors de sa floraison, (B) mouvement des pollinisateurs dans le sens inverse après la floraison du colza et conséquences sur la reproduction des plantes des deux habitats (Blitzer 2012).	57
Figure 35 : Potentiel de pollinisation relatif (RPP).....	62
Figure 36 : Méthodologie utilisée pour cartographier « l'offre et la demande » des territoires en termes de pollinisation.	65
Figure 37 : Correspondance entre « l'offre et la demande » des territoires en termes de pollinisation..	66
Figure 38 : Influence de l'intensité agricole et de la structure du paysage sur la biodiversité (courbe continue) et l'efficacité des mesures de conservation (courbe en pointillés) en paysage agricole	68
Figure 39 : Comparaison de la densité d'abeilles selon les catégories de fermes.....	73
Figure 40 : Taux de visite des fleurs de tomates en Californie par <i>B vosnesenskii</i> et <i>A urbana</i> en fonction de la distance à l'habitat semi-naturel le plus proche.	74
Figure 41 : Taux de visite des fleurs de tomates en Californie par <i>B vosnesenskii</i> et <i>A urbana</i> en fonction de la proportion d'habitat semi-naturel dans le rayon d'action de l'espèce.....	74
Figure 42 : Effet de différents éléments du paysage sur la richesse spécifique (a-e) et l'abondance (f-j) des abeilles sauvages (somme par verger) dans les vergers de pommiers.	75
Figure 43 : Lisière champs/culture (dessin : Samantha Bailey).....	77
Figure 44 : lisière forestière en verger, vue de profil (a), lisière forestière en colza après récolte vue de face (b).....	78
Figure 45 : Tranchée forestière créée par le passage de lignes électriques THT.....	78

Figure 46 : Schéma de compréhension général du système dans lequel se positionne ma thèse. Sur fond blanc, éléments effectivement étudiés dans cette thèse, sur fond bleu clair concepts sur lesquels nous basons.....	80
Figure 47 : Questionnement du chapitre 1	81
Figure 48 : Eléments composants le chapitre 1	81
Figure 49 : Questionnement du chapitre 3	82
Figure 50 : Eléments composants le chapitre 3	82
Figure 51 : Questionnement du chapitre 4	83
Figure 52 : Eléments composants le chapitre 4	83
Figure 53 : Questionnement du chapitre 5	84
Figure 54 : Eléments composants le chapitre 5	84
Figure 55 : Questionnement 1 du chapitre 6	85
Figure 56 : Eléments composants le chapitre 6, questionnaire 1.....	85
Figure 57 : Questionnement 2 du chapitre 6	86
Figure 58 : Eléments composants le chapitre 6, questionnaire 2.....	86
Figure 59 : Questionnement 3 du chapitre 6	87
Figure 60 : Eléments composants le chapitre 6, questionnaire 3.....	87
Figure 61 : Localisation des sites d'étude qui ont servis à la rédaction de cette thèse.....	125
Figure 62 : Pleine floraison colza et verger	128
Figure 63 : Exemple d'interface étudiée dans cette thèse. En (a) interface colza / culture céréalière, en (b) interface colza / jachère.	130
Figure 64 : schéma des pièges	131
Figure 65 : Protocole mis en place en 2010 dans le colza. Les ronds jaunes figurent les seaux.....	132
Figure 66 : Protocole mis en place en 2011 dans le colza. Les ronds jaunes figurent les seaux.	133
Figure 67 : Calendrier de piégeage	133
Figure 68 : Protocole mis en place en 2011 dans le colza et les vergers. Les ronds de couleurs figurent les seaux.....	134
Figure 69 : Protocole mis en place en 2011 dans les tranchées THT. Les ronds de couleurs figurent les seaux.....	135
Figure 70 : Ensemble des critères morphologiques retenus pour la détermination de morpho-espèces (exemple sur une andrène). Photo: Michez D., Rasmont P., Terzo M., Vereecken N.J., 2011. Hyménoptères d'Europe, Volume 1, Abeilles.	136
Figure 71 : Relevé botanique sur les lisières en verger et colza. Les ronds de couleurs figurent les seaux.	137
Figure 72 : Illustration des relevés botaniques au sein des cultures colza et verger. Les ronds figurent les 5 placettes circulaires.....	138
Figure 73 : Schéma général d'analyses statistiques effectuées dans cette thèse	138
Figure 74 : Left, a <i>Nomad</i> asp male; right, an <i>Andrena</i> sp male	154
Figure 75 : Location of study areas and spatial arrangement of our sampling design	154
Figure 76 : Design used to survey bees in oilseed rape crops at different distances from the forest edge. Circles represent yellow pan-traps.....	155
Figure 77 : Abundance as a function of distance from forest edge for different bee groups.	156
Figure 78 : Fitted GAMM model of the response of female mean ITD.....	157
Figure 79 : Design used to survey bees in OSR and AO. Circles represent the 3 pan-traps.	171
Figure 80 : % of floral cover in OSR and AO (a). Mean of floral richness in OSR and AO (b).	171

Figure 81: Design used to survey bees in OSR and AO during the four seasons.	185
Figure 82 : Répartition des parcelles d'étude	201
Figure 83 : Calendrier de piégeage	201
Figure 84: Protocole expérimental.....	202
Figure 85 : Connaissance sur la répartition d' <i>Andrena avara</i> au niveau Européen, au 15 juin 2013 (Source : http://www.atlashymenoptera.net)	220
Figure 86: Stratégie des mâles d'Andrènes pour trouver des femelles réceptives	221
Figure 87: Stratégie des <i>Nomada</i> pour accéder aux nids de leurs hôtes d'après Tengö et Bergstrom (1977).	222
Figure 88: Déplacement des femelles dans le paysage.	223
Figure 89 : Dynamique temporelle de récolte de pollen et composition botanique par catégorie.	226
Figure 90 : Les lisières étagées, de par leur composition et leur structure variées, profitent à de nombreuses espèces d'abeilles.....	231
Figure 91 : Effet du vent sur une lisière non étagée, dense et fermée (a) et une lisière étagée (b).	232
Figure 92 : Cadre conceptuel permettant de comparer les services écosystémiques fournis par trois types de paysages.	235
Figure 93 : Services positifs et négatifs (dis-services) rendus à l'agriculture (à gauche) et produits par l'agriculture (à droite)..	266

Récapitulatif des tableaux

Tableau 1 : Exemple du statut de plusieurs espèces de bourdons en Belgique. Malvas Terzo et Rasmont 2007)	21
Tableau 2 : Quelques caractéristiques qui différencient une culture annuelle (exemple colza) d'une culture pérenne (exemple verger) du point de vue des abeilles.	58
Tableau 3 : déficit de production (CPD, %) estimé en utilisant un potentiel de pollinisation relatif maximal (RPP=1) où en utilisant un RPP défini par la figure 36. Les données utilisées datent de 2004. Le modèles CAPRI ne permet pas de calcul pour la Croatie, Malte et Chypre (Zulian <i>et al.</i> 2013).	64
Tableau 4 : Pratiques agricoles conduisant à l'intensification à l'échelle de la parcelle et du paysage (tiré de Tscharrntke <i>et al.</i> 2005).	67
Table 5 : Explanations of the 6 statements	111
Table 6 : studies selected for the analyses	112
Table 7 : Results from the binomial rank test for the statement S1. The results in italic are characterized by less than 10 samples.	117
Table 8 : Results from the Wilcoxon rank sum test or the Kruskal-Wallis test for the Statement 2 to 6. The results in italic are characterized by less than 10 samples	120
Tableau 9 : Partenaires contactés pour trouver les parcelles en région Centre	126
Tableau 10 : Critères retenus pour la sélection des parcelles d'étude	126
Tableau 11 : Rappel de quelques caractéristiques de ces deux cultures	129
Table 12 : Estimates (+/- SE) of ecological effects from Generalized Additive Mixed effect Models for bee abundance, species richness, mean female ITD, <i>Andrena</i> females and males and <i>Nomada</i>	158
Table 13 : Results of the Canonical Analysis of Principal Coordinates on the bee assemblage for the five factors.	160
Table 14 : Results from Anosim and GIs analyses	172
Table 15 : Results from the Glmm on the different tested variables	186
Table 16 : Results of the canonical analysis of principal coordinates on the bee assemblage for the five factors.	193
Table 17 : Results from the constrained Anosim on the bee assemblage on the edges.	193
Table 18 : Results from the IndVal analyses.	194
Table 19 : Results from the Mantel constrained analyses using the Jaccard Index. A significant p-value means that flora assemblages and bee assemblages co-vary.	194
Tableau 20 : Design expérimental, plan d'échantillonnage des parcelles Colza/Rte	200
Tableau 21 : Résultats des modèles sur les différentes variables testées. Les boîtes à moustaches blanches figurent le colza et les boîtes à moustaches grises figurent les tranchées RTE.	207

Récapitulatif des encarts

Encart 1 : Habitats semi-naturels.	24
Encart 2 : Définition de « spillover ».	43

Introduction générale

I. Diversité des abeilles sauvages et traits de vie

On estime aujourd'hui à environ 25000, le nombre d'espèces d'abeilles dans le monde (O'Toole and Raw 1991) et à environ 1000, le nombre d'espèces d'abeilles en France (Rasmont *et al.* 1995). D'après Michener (2007), ce ne sont pas les tropiques qui abritent le plus d'espèces d'abeilles mais plutôt les zones tempérées à chaudes, à climat sec. En effet, les abeilles sont majoritairement thermophiles.

En France, elles se répartissent en 7 familles comptant 80 % d'espèces solitaires qui côtoient l'abeille domestique (figure 1).

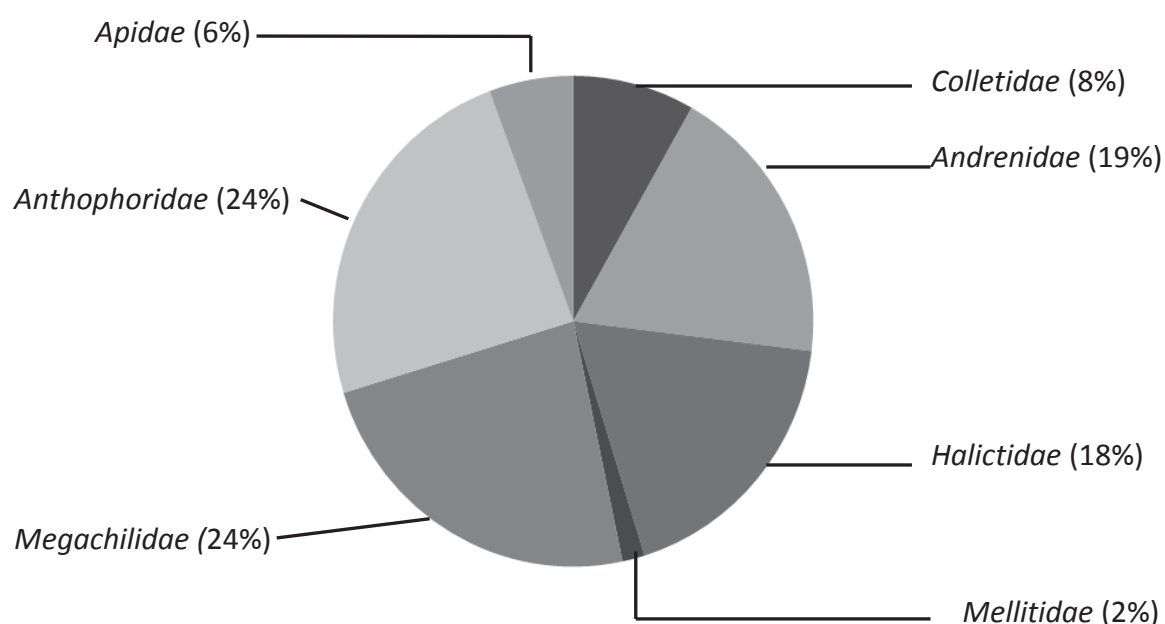


Figure 1 : Répartition des espèces d'abeilles sauvages de France, au sein des différentes familles (d'après Rasmont et al. 1995)

La richesse taxonomique des abeilles n'a d'égale que la diversité des formes, des couleurs et des modes de vie qu'elles arborent (annexe 1). Par exemple, en France, il y a des espèces dites rubicoles qui font leurs nids dans des tiges à moëlle (espèces du genre *Hylaeus* en particulier...), d'autres qui nidifient dans des trous du bois mort ou des anfractuosités de murets (espèces des genres *Xylocopa*, *Osmia*, *Anthidium*...), des espèces qui construisent un nid souterrain (espèces des genres *Andrena*, *Halictus*, *Dasypoda*, *Lasioglossum*, *Colletes*...), des espèces qui façonnent un nid en terre ou en résine, suspendu à un support (espèces des genres *Anthidium*, *Anthidiellum*...) et même quelques-unes qui s'installent dans les coquilles vides d'escargot (espèces du genre *Osmia*). Les abeilles terricoles, c'est-à-dire celles qui font des nids souterrains

dominant largement sous nos latitudes (Potts *et al.* 2005) (annexe 1). Les abeilles utilisent également des matériaux variés pour cloisonner les cellules dans lesquelles elles déposent leurs œufs (terre, sable....) et pour tapisser les parois de leurs nids (feuilles, pétales, poils de végétaux....). Pour finir, certaines espèces sont également parasites d'autres espèces, on dit qu'elles sont cleptoparasites, i.e qu'elles ne construisent pas de nid et pondent leurs œufs dans les nids d'autres espèces (espèces des genres *Nomada*, *Sphecodes*....).

La majorité des abeilles sont solitaires c'est-à-dire que chaque individu est un individu reproducteur. Peu d'espèces fonctionnent en colonie organisée, où chaque caste joue un ou des rôles particuliers : il s'agit bien évidemment de l'abeille domestique dont les colonies peuvent vivre plusieurs années mais également des bourdons où les colonies périssent chaque année, la socialité de ce groupe est alors qualifiée d'eusociale primitive de par l'existence d'une phase solitaire (la reine fondatrice de la colonie l'année suivante) au cours du cycle de vie (Michener 1974). Cependant, certaines espèces de la famille des *Halictidae*, dites solitaires, présentent des mœurs sub-sociales avec un début d'organisation en société (Plateaux-Quénu 1972).

Les abeilles manifestent aussi généralement des préférences florales, allant des espèces monolectiques qui récoltent du pollen sur une espèce en particulier (ex : *Macropis europaea* sur *Lysimachia vulgaris*, Michez et Patiny 2005) aux espèces polylectiques qui récoltent du pollen sur différents genres de plante. Entre les deux il existe toute une gamme de préférendum floraux, on parle d'oligolectisme et de mésolectisme (Zerck 2013). Ces préférences florales sélectionnées au cours de l'évolution des abeilles peuvent se manifester aujourd'hui par : (i) des caractéristiques morphologiques comme la longueur de la langue, les langues longues étant adaptées à des tubes de corolles longs ; (ii) des adaptations éthologiques permettant d'accroître la rapidité de récolte des insectes (Pouvreau 2004) ; (iii) ou encore des adaptations métaboliques sur des plantes dont le pollen comporte des composés toxiques (Sedivy *et al.* 2011).

On distingue également 3 grands types de stratégie reproductive, hormis les parasites (figure 2).

- A la sortie de l'hiver, les reines de bourdons fondatrices des colonies de l'année émergent. Elles se sont accouplées l'année précédente, les mâles de l'année apparaissent plus tard dans la saison en même temps que les futures reines de l'année suivante.

- Les femelles d'*Andrena*, elles, apparaissent légèrement précédées des mâles avec qui elles s'accoupleront rapidement. La génération suivante émergera l'année suivante (sauf cas d'espèces avec une deuxième génération).
- Les femelles d'*Halictidae* font comme les reines de bourdons sauf que ce sont des espèces solitaires.

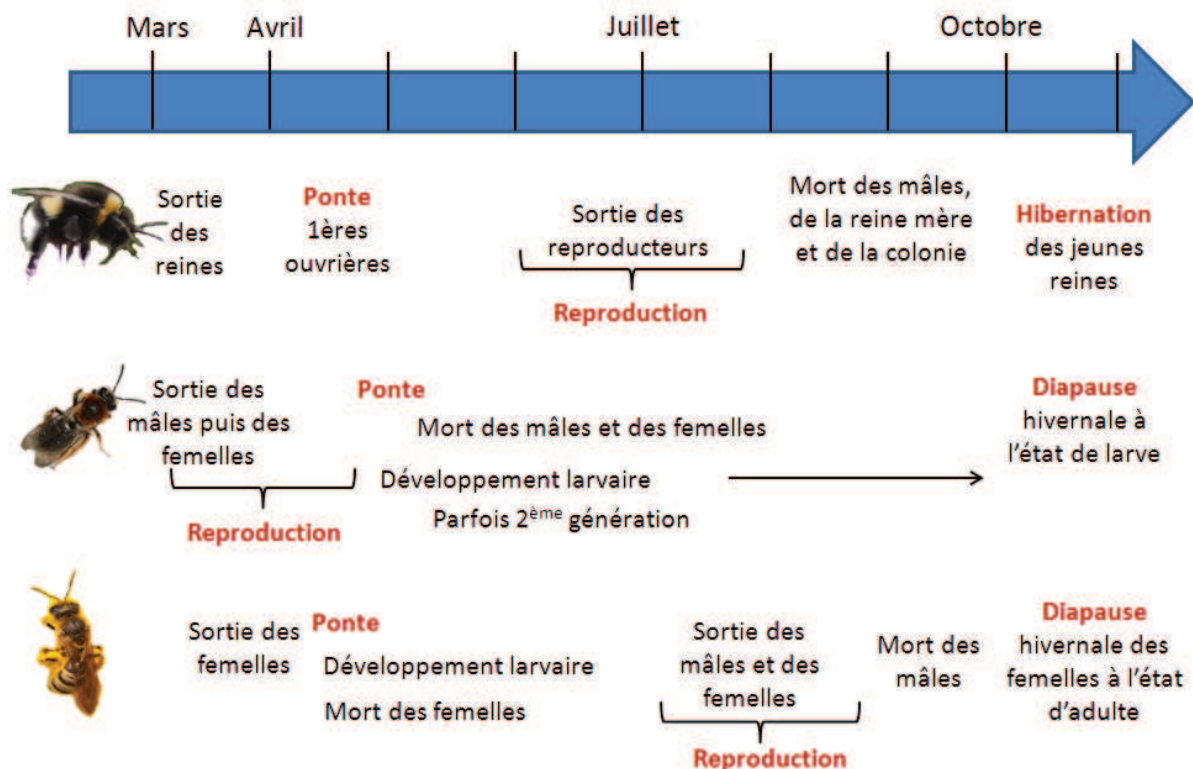


Figure 2 : Représentation schématique de 3 cycles de vie.

Enfin, les abeilles sont des « central place foragers », c'est-à-dire des espèces chez lesquelles les femelles reviennent constamment au même endroit, le nid, approvisionner les larves avec les ressources florales récoltées (par exemple Peterson et Roitberg 2006). Ce sont donc des organismes mobiles qui circulent majoritairement entre un habitat fixe qu'est le nid et des habitats très variables dans l'espace et le temps car dépendant de la phénologie florale que sont les habitats où se trouvent les ressources alimentaires. Leurs besoins alimentaires sont fonction de plusieurs paramètres écologiques des espèces selon qu'elles ont des durées de vie longues ou courtes, qu'elles sont multivoltines ou univoltines, sociales ou solitaires, polyphages ou oligophages. En effet, la période de floraison de l'ensemble des fleurs visitées doit couvrir la saison d'activité de l'espèce (Sheffield *et al.* 2008). Le maintien des populations d'abeilles sauvages est donc fortement dépendant de la disponibilité, dans le rayon de déplacement de l'espèce, des ressources floristiques (abondance, diversité, continuité) ainsi que de l'offre en

micro-habitats nécessaires à la nidification (Westrich *et al.* 1996). Ainsi, Zurbuchen *et al.* (2010b) ont montré une réduction de la fitness de deux espèces d'abeilles solitaires lorsque la durée de vol était augmentée suite à un éloignement artificiel de la ressource en fleur par rapport au nid.

II. Capacité de dispersion des abeilles

II.1. Différentes mesures pour différents résultats

Les connaissances sur les capacités de vol des espèces sont non exhaustives mais plusieurs travaux ont permis d'en avoir une estimation (Gathmann et Tscharntke 2002, Beil *et al.* 2008, Wikelski *et al.* 2008, Zurbuchen *et al.* 2010b). Les travaux de Greenleaf *et al.* (2007) sur 62 espèces ont permis de montrer une relation forte mais non linéaire entre distance de vol et taille des abeilles, mesurée par la distance intertégulaire (figure 3). En effet, les grandes espèces sont capables de parcourir de plus grande distance comparées aux petites espèces. De manière générale, il est admis que les distances maximales de vol des petites espèces sont de quelques centaines de mètres et de plus de 1000 mètres pour les grandes espèces.



Figure 3 : Distance Inter Tégulaire figurée en jaune sur *Halictus* sp (crédit photo : Benoit Nusillard)

Zurbuchen *et al.* (2010c) ont colligé toute la littérature sur les distances maximales de butinage des abeilles (figure 4). Certaines espèces sont recensées plusieurs fois comme *Andrena flavipes* ou *Bombus terrestris* avec des distances maximales de butinage variables. Ces différences peuvent être attribuées à la méthode utilisée pour les mesurer. Par exemple, Gathmann et Tscharntke (2002) ont capturé des individus à la sortie de leur nid pour les marquer puis les relâcher à différentes distances de leur nid pour voir si elles y reviennent. Dans ce cas, les

abeilles sont forcées à parcourir certaines distances alors qu'il se peut que dans la réalité très peu d'individus parcourent les distances imposées par l'expérimentation. Zurbuchen *et al.* (2010c) ont contraint des espèces spécialistes à aller chercher leur nourriture de plus en plus loin. Ils montrent que les distances maximales parcourues pour s'approvisionner ont été sous-estimées pour les espèces testées mais que seulement quelques individus parcourent les plus grandes distances. En plus de ces expériences de translocation on peut citer les méthodes suivantes pour mesurer les capacités de dispersion de différentes espèces : méthode de capture-marquage-recapture (Zurbuchen *et al.* 2010a), analyse des pollens retrouvés dans les nids (Beil *et al.* 2008), observation sur les plantes (Zurbuchen *et al.* 2010c) ou encore utilisation de radio transmetteurs (Pasquet *et al.* 2008).

On comprend bien qu'une espèce dont la distance maximale de vol est faible est plus sujette à l'extinction qu'une espèce avec une plus grande distance de vol, ce risque est encore plus élevé pour des espèces spécialistes (mais voir Bommarco *et al.* 2010). Sur la figure 4, les espèces 1 et 2 doivent trouver sur un rayon de déplacement de 300m ou 1000m respectivement, l'ensemble des ressources dont elles ont besoin pour compléter leur cycle de vie. L'espèce 1 est capable d'exploiter les ressources sur des tâches d'habitat orange et jaune uniquement alors que l'espèce 2 est capable d'exploiter les ressources sur des tâches d'habitat orange, jaune, rose, violet et bleu augmentant ainsi la probabilité que cette dernière trouve en abondance, diversité et continuité les ressources florales dont elle a besoin pour couvrir l'ensemble de sa période d'activité.

En plus de ces deux habitats partiels (Westrich *et al.* 1996) que sont les sites de nidification et de nourrissage, elles ont également besoin de sites pour s'accoupler, s'abriter, hiverner, ainsi que de matériaux pour construire leur nid (Westrich *et al.* 1996).

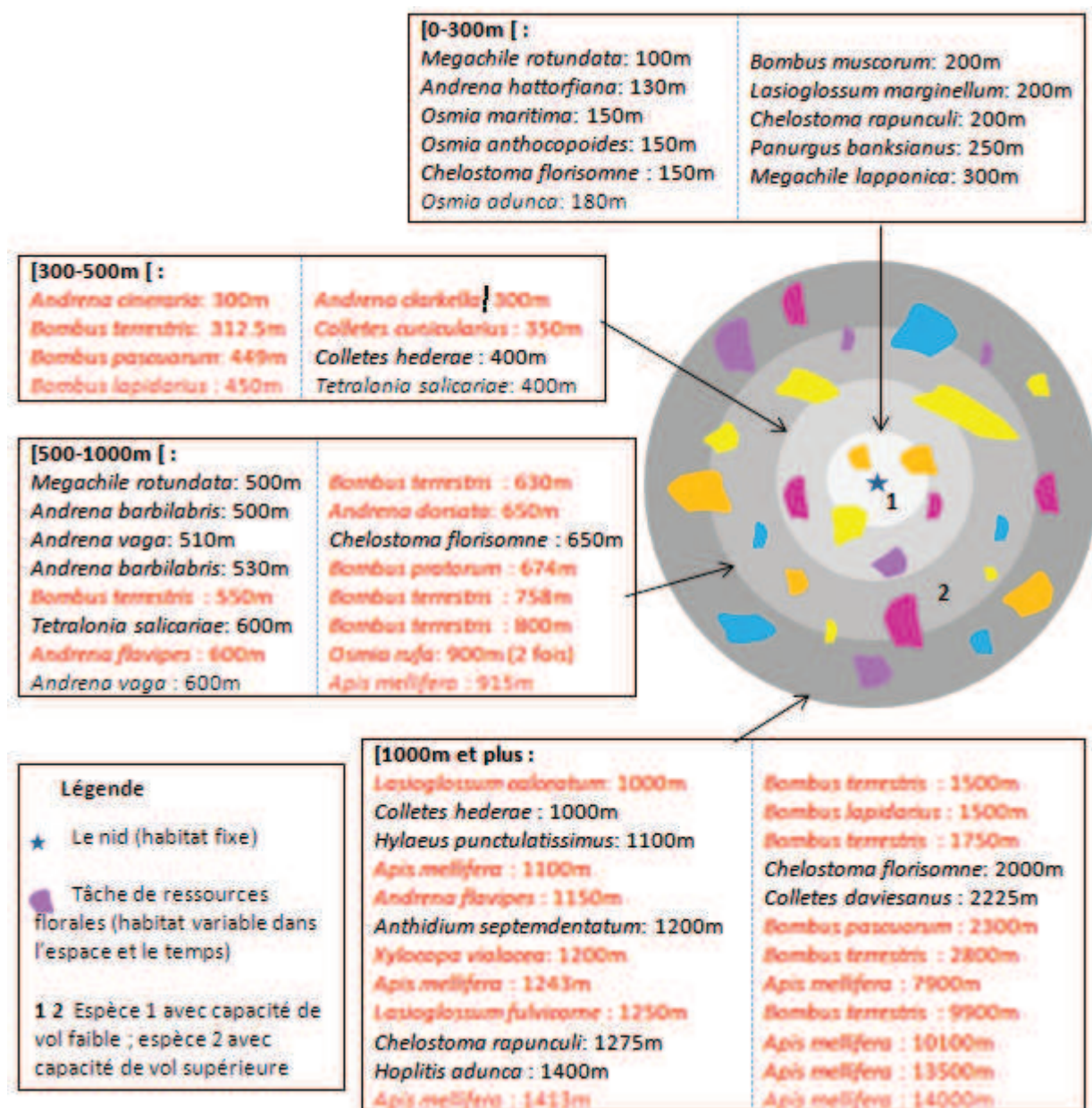


Figure 4 : Distance maximale de déplacement de plusieurs espèces d'abeilles recensée dans plusieurs études. Les données sont extraites de Zurbuchen *et al.* (2010c), il s'agit uniquement des données pour les espèces européennes. En rouges sont les espèces actuellement capturées et identifiées pendant cette thèse.

II.2. Dispersion et paysage

Enfin, les capacités de vol des abeilles sont également influencées par la structure du paysage et le type de milieu traversé. Les routes et les voies de chemin de fer semblent être une barrière au déplacement des bourdons dans la métropole de Boston (Bhattacharya *et al.* 2003) alors que les forêts ne limitent pas forcément leurs déplacements. Kreyer *et al.* (2004) ont en effet montré que les ouvrières de *Bombus terrestris* et *Bombus pascuorum* sont capables de

traverser un bois pour se rendre sur des cultures entomophiles. Ils montrent également que les stratégies utilisées pour traverser le bois sont différentes entre les deux espèces. Il semble que *Bombus terrestris* vole au-dessus de la canopée alors que *Bombus pascuorum* vole en dessous de celle-ci. En Nouvelle-Zélande, Ewers *et al.* (2013) montrent également que *Bombus terrestris* est capable de pénétrer un bois sur des distances allant jusqu'à 600m pour trouver sa nourriture. Cependant Diekötter *et al.* (2001) suggèrent que la forêt pourrait être perçue par *Bombus muscorum* comme une barrière à ses déplacements. D'autres études suggèrent que certains éléments paysagers facilitent les déplacements des abeilles car elles les utilisent comme points de repère visuels pour se diriger (Dyer *et al.* 2008). Certains éléments linéaires comme les haies ou les lisières forestières sont généralement considérées comme des éléments qui améliorent la connectivité paysagère en facilitant les déplacements de divers organismes entre les différentes tâches de ressources qu'elles utilisent (Van Geert *et al.* 2010). Ces éléments forment des corridors écologiques. Cranmer *et al.* (2011) montrent ainsi que les éléments linéaires dans un paysage influencent les directions de vol des bourdons (figure 5). L'originalité de leur étude est qu'ils ont plus ou moins reliés des tâches de ressources florales en utilisant à la fois la présence de haies naturelles mais aussi en implantant des éléments linéaires artificiels. L'augmentation des connectivités engendrée par l'un et l'autre des éléments a permis d'augmenter : (i) l'activité des pollinisateurs sur les tâches d'habitat fleuri, (ii) les quantités de pollen déposées et (iii) le nombre de graines produites par les plantes. Enfin Henry *et al.* (2012) ont regardé l'exploitation d'une mesure agri-environmentale, la plantation de bande fleurie de phacélie, sur *Apis mellifera*. Ils observent que l'exploitation de cette ressource florale est positivement influencée par la présence d'éléments linéaires dans le paysage tels que les haies et les lisières forestières mais négativement affectée par la présence de ressources florales alternatives. Ils montrent également que l'influence de ces éléments dans le paysage sur l'exploitation des tâches de Phacélie est pondérée avec la distance entre ces différents habitats.

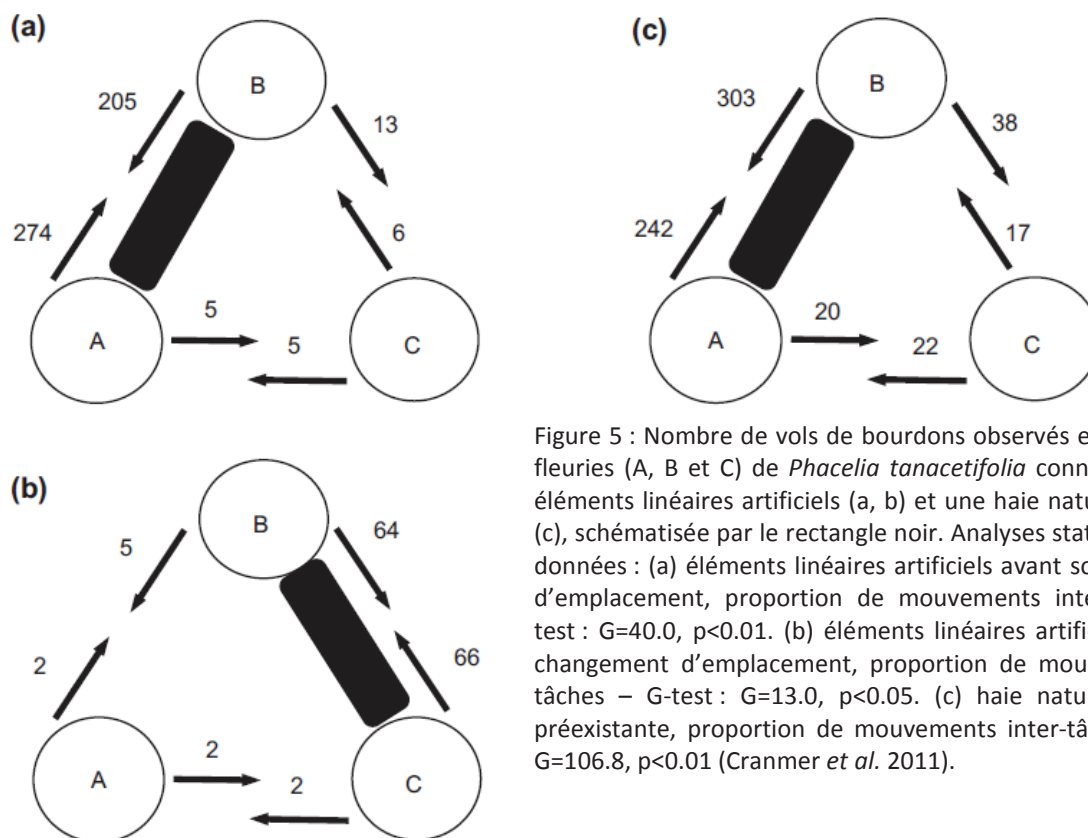


Figure 5 : Nombre de vols de bourdons observés entre les tâches fleuries (A, B et C) de *Phacelia tanacetifolia* connectées par des éléments linéaires artificiels (a, b) et une haie naturelle existante (c), schématisée par le rectangle noir. Analyses statistiques de ces données : (a) éléments linéaires artificiels avant son changement d'emplacement, proportion de mouvements inter-tâches – G-test : $G=40.0$, $p<0.01$. (b) éléments linéaires artificiels après son changement d'emplacement, proportion de mouvements inter-tâches – G-test : $G=13.0$, $p<0.05$. (c) haie naturelle de 180m préexistante, proportion de mouvements inter-tâches – G-test : $G=106.8$, $p<0.01$ (Cranmer *et al.* 2011).

Pour conclure, afin de préserver les abeilles sauvages et les plantes qui en dépendent, l'aménagement des paysages doit prendre en considération les différentes dimensions de la niche écologique des différentes espèces (Williams *et al.* 2010).

III. Déclin des abeilles sauvages

III.1. Faits et chiffres

A l'instar des oiseaux ou des papillons, dans la plupart des pays industrialisés les populations d'abeilles déclinent rapidement. On constate d'une part des pertes allant de 30 à 50% des colonies de l'Abeille domestique (*Apis mellifera*) à la sortie de l'hiver (syndrome CCD, colony collapse disorder) contre 5 à 10% en situation normale (vanEngelsdorp *et al.* 2008, 2009, Potts *et al.* 2010) et d'autre part l'appauvrissement de la diversité de la faune des apoïdes sauvages depuis les cinquante dernières années (Rasmont *et al.* 2006, Goulson *et al.* 2008). Le déclin des abeilles sauvages est documenté dans 2 pays d'Europe de l'ouest (Grande Bretagne et Pays-Bas) en comparant les données obtenues avant et après 1980 (Biesmeijer *et al.* 2006). Les auteurs ont démontré l'appauvrissement de la richesse spécifique des abeilles sauvages de 30 à

60 % en nombre d'espèces dans 52 % des sites en Grande-Bretagne et dans 67 % au Pays-Bas. Cependant, une étude récente montre que ce déclin est moins accentué depuis les années 1990, période durant laquelle un éventail de mesures de conservation ont été mises en place dans ces même pays (Carvalho *et al.* 2013). De plus, si l'on regarde en détail ce déclin, on s'aperçoit que toutes les espèces ne sont pas touchées de la même manière (tableau 1). En effet, certaines caractéristiques morphologiques ou comportementales rendent certaines espèces plus vulnérables aux perturbations de leur habitat. Les espèces à langues longues ou les espèces dont les choix floraux sont les plus marquées sont les plus menacées (Goulson and Darvill 2004, Goulson *et al.* 2005, Kosior *et al.* 2007). Enfin on peut noter qu'en Europe de l'ouest et centrale, 25 à 65% des espèces d'abeilles sont listées sur les listes rouges nationale et régionale.

Tableau 1 : Exemple du statut de plusieurs espèces de bourdons en Belgique. Les bourdons (famille des *Apidae*, genre *Bombus*) font partie des abeilles les plus menacées de Belgique. De nombreuses espèces ont totalement disparues du pays, d'autres sont devenues extrêmement rares. La plupart sont en régression. Terzo et Rasmont 2007)

Espèces	Selon Rasmont & Mersch 1988	Selon Rasmont <i>et al.</i> 1993	Deux dernières années d'observation
<i>Bombus cullumanus</i>	régression	?	1917-1918
<i>Bombus pomorum</i>	régression	régression	1946-1947
<i>Bombus confusus</i>	régression	régression	1947-1957
<i>Bombus distinguendus</i>	régression	régression	1954-1971
<i>Bombus wurflenii</i>	régression	?	1877-1979
<i>Bombus subterraneus</i>	régression	régression	1980-1982
<i>Bombus muscorum</i>	régression	régression	1975-1984
<i>Bombus sylvorum</i>	régression	régression	1984-1985
<i>Bombus veteranus</i>	régression	régression	1985-1989
<i>Bombus humilis</i>	régression	régression	1979-1987
<i>Bombus barbutellus</i>	régression	régression	1985-2003
<i>Bombus hortorum</i>	régression	régression	actuel
<i>Bombus ruderals</i>	régression	régression	actuel
<i>Bombus rupestris</i>	régression	régression	actuel
<i>Bombus vestalis</i>	régression	régression	actuel
<i>Bombus campestris</i>	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus jonellus</i>	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus lapidarius</i>	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus ruderals</i>	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus sensu stricto</i> *	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus soroeensis</i>	statut quo	régression	actuel
<i>Bombus pascuorum</i>	statut quo	expansion	actuel
<i>Bombus bohemicus</i>	expansion	expansion	actuel
<i>Bombus hypnorum</i>	expansion	expansion	actuel
<i>Bombus pratorum</i>	expansion	expansion	actuel
<i>Bombus norvegicus</i>	expansion	expansion	actuel
<i>Bombus sylvestris</i>	expansion	expansion	actuel

* ce taxon regroupe *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. magnus* et *B. cryptarum*

III.2. Causes

Plusieurs causes et leurs interactions ont été mises en avant pour expliquer le déclin généralisé des pollinisateurs (Gonzalez-Varo *et al.* 2013, Vanbergen *et al.* 2013) (figure 6). L'apparition de virus et de pathogènes comme *Varroa destructor* ou *Nosema spp* chez l'Abeille domestique (Ellis and Munn, 2005) affaiblissent les colonies mais sont une cause parmi d'autres pour expliquer l'effondrement des colonies de ces dernières années (vanEngelsdorp and Meixner, 2010). En effet, pour l'ensemble des abeilles on peut citer :

- (i) l'utilisation massive de pesticides qui tuent ou réduisent la fitness des abeilles (Whitehorn *et al.* 2012, Henry *et al.* 2012) ;
- (ii) l'apparition d'espèces introduites exogènes ou d'élevages qui peuvent entrer en compétition pour les ressources florales ou les sites de nidification avec les espèces locales (Inoue *et al.* 2010, Hudewenz and Klein 2013), elles peuvent aussi être impliquées dans la propagation de pathogènes et de parasites à la faune locale (Goulson, 2010 mais voir Whitehorn *et al.* 2013) ou encore être responsable d'un appauvrissement de la diversité génétique des populations présentes (com pers. Goulson) ;
- (iii) le changement climatique qui perturbe les interactions plantes-pollinisateurs en modifiant d'une part la phénologie d'émergence des pollinisateurs et la floraison des fleurs (Memott *et al.* 2007), et d'autre part si un réchauffement climatique entraîne la dispersion de certaines espèces d'abeilles plus au nord ou en altitude alors que les fleurs qu'elles butinent préférentiellement ne remontent pas aussi vite (Hegland *et al.* 2009) ;
- (iv) l'utilisation d'engrais et des phytocides qui simplifient considérablement la flore sauvage aux abords des champs et dans les champs au bénéfice de plantes nitrophiles comme les orties ou les graminées (De Snoo et van der Poll 1998, Marshall and Moonen 2002, Rasmont 2006, Carvell *et al.* 2006) ;

- (v) les changements cultureux avec l'apparition des monocultures sur de grande surface et la disparition de l'utilisation des légumineuses dans la rotation des cultures qui représentait une ressource florale abondante (Rasmont *et al.* 2005, Goulson *et al.* 2005) ;
- (vi) et enfin, mais pas des moindres, la destruction et la fragmentation des habitats favorables, à travers l'urbanisation grandissante des campagnes (Geslin *et al.* 2013) et la rupture globale de l'équilibre entre milieux semi-naturels (cf encart 1) et anthropisés ou agricoles dans la mosaïque paysagère (Brittain et Potts 2011, Steffan-Dewenter *et al.* 2002, Steffan-Dewenter et Westphal 2008).

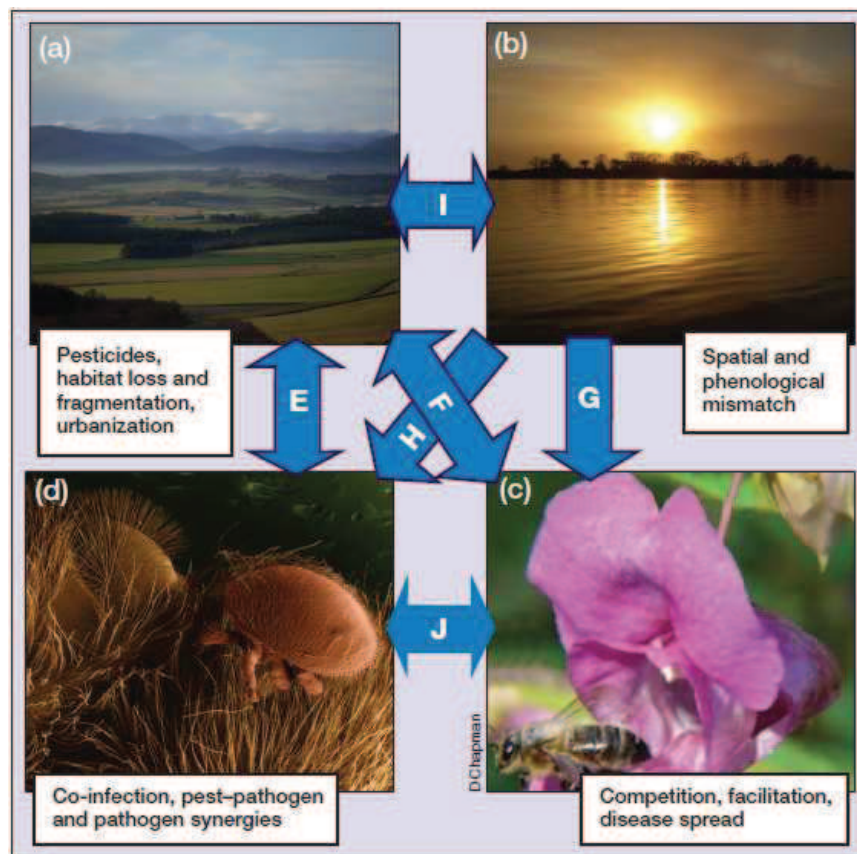


Figure 6 : Représentation des principales causes de déclin des pollinisateurs (images a à d) et leurs relations (flèches E à J). (a) Pression humaine sur les territoires ; (b) changement climatique ; (c) espèces invasives ; (d) pestes et pathogènes (issu de Vandbergen and the Insect Pollinators Initiative, 2013)

Par ailleurs, on sait que différentes perturbations n'ont pas les mêmes impacts sur les différents groupes écologiques d'abeilles. Par exemple, les espèces qui nichent dans le sol sont négativement affectées par les pratiques du labour en milieu agricole alors que les espèces qui

nichent au-dessus du sol semblent plus affectées par les effets dus à l'isolement à l'habitat naturel (Williams *et al.* 2010).

Encart 1 : Habitats semi-naturels

Dans le travail présenté ici, nous utilisons la définition de Farhig *et al.* (2011) pour déterminer ce qu'est un habitat semi-naturel. Les habitats semi-naturels sont des espaces qui doivent suivre 3 critères : (1) la majeure partie de la production primaire n'est pas consommée par les humains (soit directement soit indirectement via le pâturage ou la fauche pour le foin), (2) les principales espèces trouvées ont une histoire évolutive ou sont associées sur le long terme avec le couvert végétal, (3) la fréquence et l'intensité des perturbations anthropiques sont faibles comparées aux espaces cultivés annuellement.

III.3. Conséquences

En tant qu'espèces clés de voûte, le déclin ou la disparition de certaines espèces d'abeilles entraîneraient un dysfonctionnement de la plupart des écosystèmes terrestres. En effet, en assurant la reproduction d'une grande partie des plantes à fleurs (service écosystémique de pollinisation, annexe 2), elles permettent le maintien de toute la faune qui en dépend, comme les herbivores, leurs prédateurs et parasites, et plus généralement toute la faune qui de près ou de loin les utilise pour se nourrir, nidifier ou s'abriter.

III.3.1. Pour la flore sauvage

III.3.1.1. Importance de la diversité des abeilles pour les communautés florales

Plusieurs travaux ont déjà montré simplement que la richesse spécifique ou l'abondance en fleurs d'un site étaient corrélées à la richesse spécifique ou l'abondance en abeilles (Holzschuh *et al.* 2007, Fründ *et al.* 2010).

Peu d'études reportent l'impact qu'aurait la disparition des pollinisateurs sur les communautés de fleurs sauvages. En 2006, Fontaine *et al.* ont mené une étude expérimentale sous cage. Ils ont mis en présence différents assemblages de fleurs et de pollinisateurs. Les pollinisateurs sont séparés en deux catégories en fonction de la taille de leurs pièces buccales qui peut être courtes (syrphes) ou longues (bourdons). Les communautés de fleurs sont également séparées en deux catégories en fonction de la morphologie de la corolle qui peut être plate (forte

accessibilité de la ressource) ou en tube (faible accessibilité) (figure 7). Le succès reproducteur des plantes à corolle plate était identique quel que soit le groupe de pollinisateurs présent alors que le succès reproducteur des plantes à corolle tubulaire était nettement plus élevé en présence des bourdons qui sont les mieux adaptés à ce type de corolle. Enfin, lorsque les deux types de fleurs étaient présents, le succès reproducteur global était plus élevé en présence des deux pollinisateurs qu'en présence d'un seul des deux.

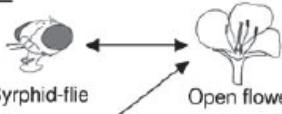

Pollinators species and groups	Mouthpart length (mm \pm S.E.)	Theoretical pollination network	Plants species and groups	Accessibility	
				pollen	nectar
<i>Sphaerophoria</i> sp.	2.66 \pm 0.35		<i>M. officinalis</i>	easy	easy
<i>E. balteatus</i>	2.3 \pm 0.20		<i>E. cicutarium</i>	easy	easy
<i>E. tenax</i>	5.47 \pm 0.29		<i>R. raphanistrum</i>	easy	difficult
<i>B. terrestris</i>	9.02 \pm 0.19		<i>M. guttatus</i>	easy	difficult
<i>B. hortorum</i>	9.21 \pm 1.02		<i>M. sativa</i>	difficult	difficult
<i>B. lapidarius</i>	8.10 \pm 0.86		<i>L. corniculatus</i>	difficult	difficult

Figure 7: Résumé de l'expérimentation et des caractéristiques sur lesquelles se fondent les groupes fonctionnels des pollinisateurs (à gauche) et des plantes (à droite). Au milieu, les flèches reliant les têtes d'insectes aux deux types de fleurs montrent le réseau de pollinisation théorique lorsque tous les groupes fonctionnels sont présents (Fontaine *et al.* 2006).

Plus récemment, Frund *et al.* (2013) ont mené le même type d'étude sauf qu'ils ont mis en présence de une à cinq espèces d'abeilles (*Bombus terrestris*, *Heriades truncorum*, *Hylaeus communis*, *Megachile centuncularis*, *Osmia bicornis*) dans des communautés de fleurs de 16 espèces. Ils ont montré que le succès reproducteur global des plantes était nettement amélioré lorsque l'on passait de une à deux espèces d'abeilles et plus (figure 8) mais que ce gain était meilleur lorsque les espèces étaient complémentaires dans leurs choix floraux et dans leur période d'activité (fonction de la température). De plus, ils constatent qu'en présence d'autres espèces, les abeilles se spécialisent davantage sur certaines fleurs augmentant ainsi le nombre de visite de chaque fleur (figure 9).



Figure 8: (a,b) Production de semences de la communauté de plantes (nombre de graines par cage, normalisé par rapport au maximum et moyenné sur 9 espèces de plantes) en fonction du nombre d'espèces d'abeilles présentes dans une cage (chaque cercle représente les données d'une cage, $n=39$). Traitements contrôles : pas de pollinisateurs, cages fermées et insectes régulièrement enlevés ; cages fermées avec recrutement de syrphes permis ; cages ouvertes, accès à la communauté des pollinisateurs naturels. Les losanges représentent la moyenne \pm l'écart type pour les trois traitements contrôles ($N=4$; 8 and 4 cages). La ligne continue représente la meilleure courbe d'ajustement (Michaelis-Menten saturation). Pour les boîtes à moustaches, la ligne à l'intérieur est la médiane, les extrémités de la boîte sont l'intervalle interquartile ; les moustaches montrent l'étendue des données (Frund *et al.* 2013).

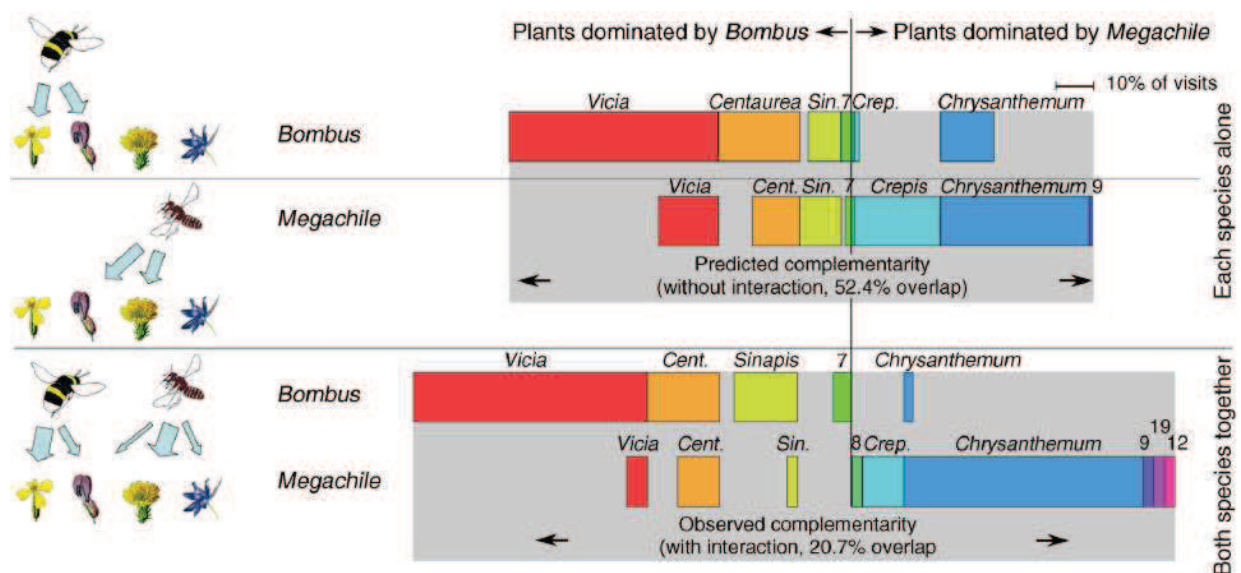


Figure 9 : Complémentarité fonctionnelle des abeilles dans les choix de visites des fleurs. Les associations d'espèces d'abeilles visitent plus d'espèces de fleurs à la fois en raison de différences fondamentales dans les préférences florales et en raison des interactions spécifiques. Sur la gauche, une illustration conceptuelle du mécanisme de complémentarité ; sur la droite, un exemple tiré de l'expérience, montrant des modèles de visite de fleurs lorsqu'une seule espèce d'abeille est présente (en haut) et lorsque deux espèces sont présentes (en bas). La proportion de visites de chacune des fleurs par chaque espèce d'abeille est représentée par un code couleur. Les associations d'espèces d'abeille réduisent les recouvrements des niches, ce qui amplifie la complémentarité (Frund *et al.* 2013).

Ces deux exemples mettent en lumière différents mécanismes de complémentarité fonctionnelle des pollinisateurs pour la reproduction des fleurs :

- Complémentarité des traits morphologiques qui rendent les espèces plus efficaces sur certains types de corolles.

- Complémentarité des périodes d'activité en fonction des conditions environnementales
- Complémentarité optimisée par un effet de compétition entre les espèces

A celles-là, on peut rajouter : la complémentarité phénologique des espèces de pollinisateurs qui se succèdent sur la plante et la complémentarité spatiale des espèces sur la plante (Chagnon *et al.* 1993, Hoehn *et al.* 2008).

En parallèle une communauté florale diversifiée permet aux pollinisateurs de trouver sur l'ensemble de leurs périodes d'activité les ressources en nectar et en pollen nécessaire pour assurer leur reproduction. Blüthgen et Klein (2011) ont bien illustré ces différents mécanismes à la fois du point de vue des plantes et des pollinisateurs (figure 10).

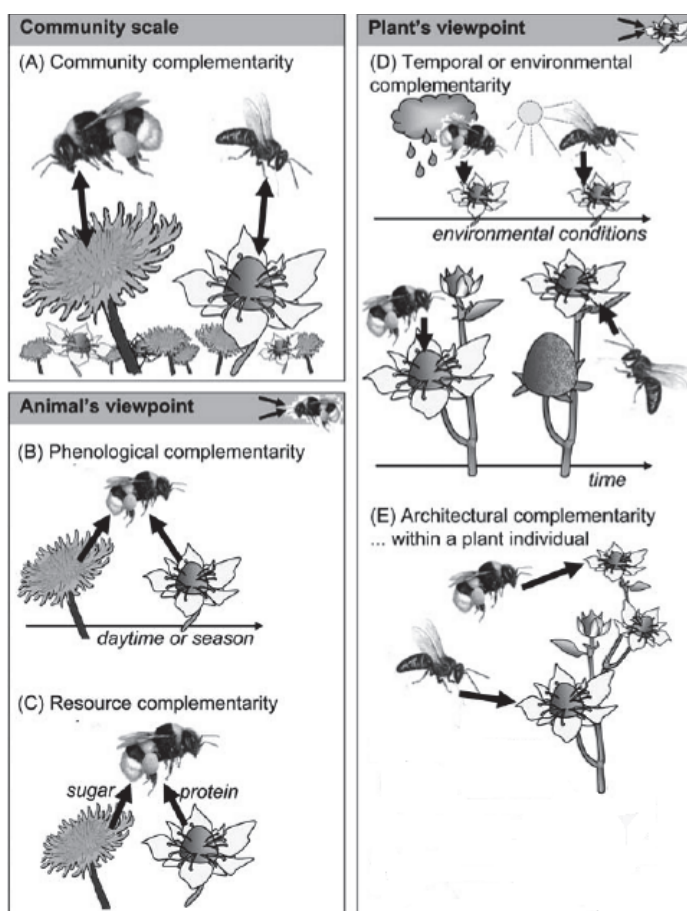


Figure 10: Conceptualisation de la complémentarité des espèces à différentes échelles et mécanismes d'interactions plantes-pollinisateurs dans la communauté et leurs effets sur les pollinisateurs et les plantes. (d'après Blüthgen et Klein 2011).

A plus grande échelle, les conséquences du déclin des pollinisateurs sur les communautés de fleurs sont illustrées par Biesmeijer *et al.* (2006) qui montrent qu'au Royaume-Uni, 75 espèces de plantes sauvages pollinisées par les insectes ont régressé tandis que 30 espèces fertilisées grâce au vent ou à l'eau ont gagné du terrain et au Pays-Bas les plantes pollinisées par les abeilles ont également déclinées.

III.3.1.2. Effet de la dilution des pollinisateurs sur d'autres ressources

D'autres facteurs, en plus du simple déclin des pollinisateurs, pourraient menacer la reproduction d'espèces sauvages, comme la dilution des pollinisateurs sur des ressources compétitrices, telles que les cultures entomophiles présentes en abondance dans le paysage. Par exemple, Holzschuh *et al.* (2011) ont mesuré l'impact des cultures de colza sur la pollinisation d'une plante sauvage, *Primula veris*. Ils ont observé que le nombre de graines par fruit et leur poids diminuent avec l'augmentation des surfaces en colza dans le paysage (figure 11). Les effets négatifs d'une floraison simultanée d'une espèce introduite sur le succès reproducteur et le taux de visite d'une espèce native cible ont déjà été démontrés (Morales and Traveset 2009, Bjerknes *et al.* 2007) mais c'est la première fois entre une espèce cultivée et une espèce sauvage. Ici le colza est un compétiteur fort car : (i) il est très attractif du fait des densités florales importantes ; (ii) les bourdons, qui sont les principaux pollinisateurs de *P. veris*, pollinisent également le colza, entraînant la dilution des populations de bourdons dans le paysage ; (iii) les abondances de bourdons sont faibles au début du printemps car les reines commencent juste leur colonie.

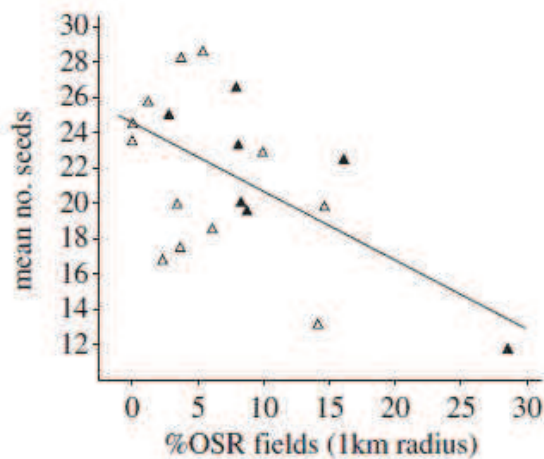


Figure 11 : Relation entre le pourcentage de colza (% OSR) dans des paysages de rayon 1 km et le succès reproducteur de *Primula veris* dans les prairies, mesuré par le nombre moyen de graines produites (regression simple : $n=19$, $F=10.3$, $p=0.005$). Le succès de reproduction de *P. veris* ne différait pas entre des prairies adjacentes au colza et des prairies isolées. Triangle noir= prairie adjacente à des champs de colza, triangle blanc= prairie isolée (Holzschuh *et al.* 2011)

Pour conclure, la diminution ou des effets de dilution des pollinisateurs sauvages entraîneraient une baisse du succès reproducteur des fleurs sauvages, ce qui pourrait entraîner un emballement du système car la diminution des fleurs sauvages entraînerait à sa suite une baisse du succès reproducteur des pollinisateurs (importance de la complémentarité des pollinisateurs et des fleurs pour des effets positifs réciproques).

D'une manière générale ces études ont mis en évidence l'importance de la richesse spécifique des abeilles. Quatre mécanismes théoriques expliquent l'importance de la diversité sur le

fonctionnement des écosystèmes : (i) la complémentarité interspécifique, qui conduit à la juxtaposition sans recouvrement des niches des différentes espèces pour occuper efficacement la totalité des niches ; (ii) l'effet de nombre, qui est lié au fait que plus le nombre d'espèces est grand, plus la probabilité pour qu'il y ait une espèce « très productive/efficace » est importante ; (iii) la redondance entre espèces, qui permet d'assurer une stabilité de la fonction, puisque la disparition d'une espèce peut être compensée par la présence d'une autre ; (iv) l'unicité de chaque espèce par rapport à son comportement et ses relations avec les autres espèces, qui fait que chaque espèce a un effet unique sur une fonction (Tscharntke *et al.* 2005a).

III.3.2. Pour les plantes cultivées

Dans les agrosystèmes, la contribution des abeilles et bourdons est considérable sur le rendement quantitatif et qualitatif de trois quarts des plantes cultivées par l'homme (et même 84 % des espèces cultivées en Europe) : arbres fruitiers (rosacées fruitières : abricotier, amandier, cerisier, pêcher, poirier, pommier et prunier), grandes cultures (cultures oléagineuses et protéagineuses), cultures maraîchères (cucurbitacées et solanées, fraises et petits fruits). La production de semences de ces espèces mais aussi d'espèces fourragères (luzerne, trèfles) et végétatives (nombreux légumes et condiments) dépend également des abeilles. Bien sûr le niveau de dépendance à la pollinisation de ces cultures est très variable. C'est pourquoi Klein *et al.* (2007) ont défini 5 classes de dépendance des cultures à la pollinisation allant de « pollinisation animale obligatoire : l'absence de pollinisateurs entraîne une chute de 90% ou plus de la production » à « la présence de pollinisateurs n'entraîne pas d'augmentation de production » (figure 12). Ils ont trouvé que 25% de cultures (les céréales surtout) ne dépendent donc pas de la pollinisation entomophile mais assurent 60% de la production alimentaire mondiale. Rapportée au tonnage, les cultures pollinisées par les abeilles représentent ainsi 35% de la production mondiale de nourriture, et environ 10% du chiffre d'affaire de l'ensemble de l'agriculture au niveau mondial.

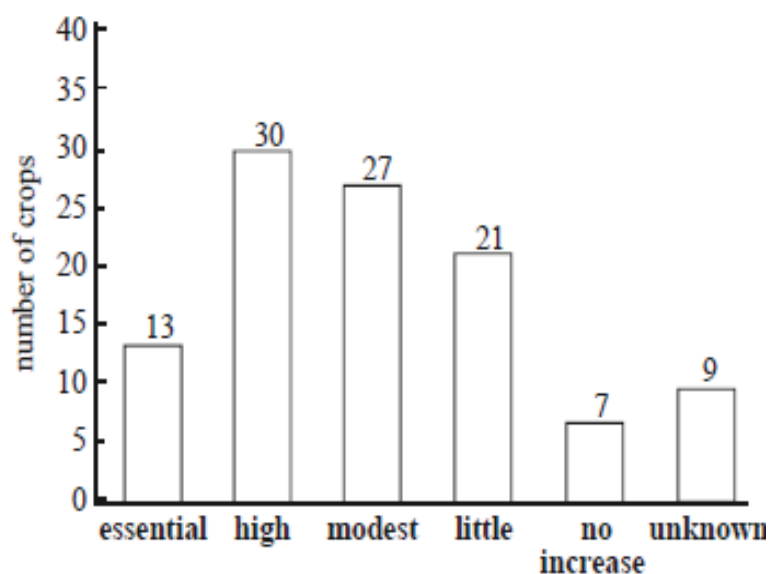


Figure 12 : Niveau de dépendance des cultures à pollinisation animale (produites pour l'alimentation humaine) vis-à-vis de la présence des pollinisateurs. Les cultures considérées sont celles incluses dans la liste produite par la FAO en 2004. Ne sont pas considérées ici les cultures à pollinisation anémophile ou auto-pollinisées, ainsi que les cultures à reproduction végétative. Rôle des pollinisateurs : essential = production réduite de 90 % ou plus en leur absence ; high = réduction de 40 à 90 % ; modest = réduction de 10 à 40 % ; little = réduction inférieure à 10 % ; no increase = pas d'augmentation de la production en présence de pollinisateurs ; unknown = manque d'études empiriques permettant de conclure. Tiré de Klein *et al.* (2007).

Plus récemment, la valeur économique globale du service de pollinisation a été estimée à 153 milliards d'euros annuels en 2005 en considérant uniquement les cultures servant directement à l'alimentation humaine (Gallai *et al.* 2009).

Lautenbach *et al.* (2012), en utilisant les données de la FAO sur les rendements globaux de 60 cultures qui dépendent ou profitent de la pollinisation, ont fourni des cartes de vulnérabilité de l'agriculture de plusieurs pays où les données étaient disponibles en 1993 et 2009. Il apparaît que face à un déclin de la pollinisation, l'économie agricole est la plus vulnérable dans les pays à faible PIB mais pas seulement puisque les USA, le Japon et plusieurs pays Européen présentent également une forte vulnérabilité de leur agriculture (figure 13).

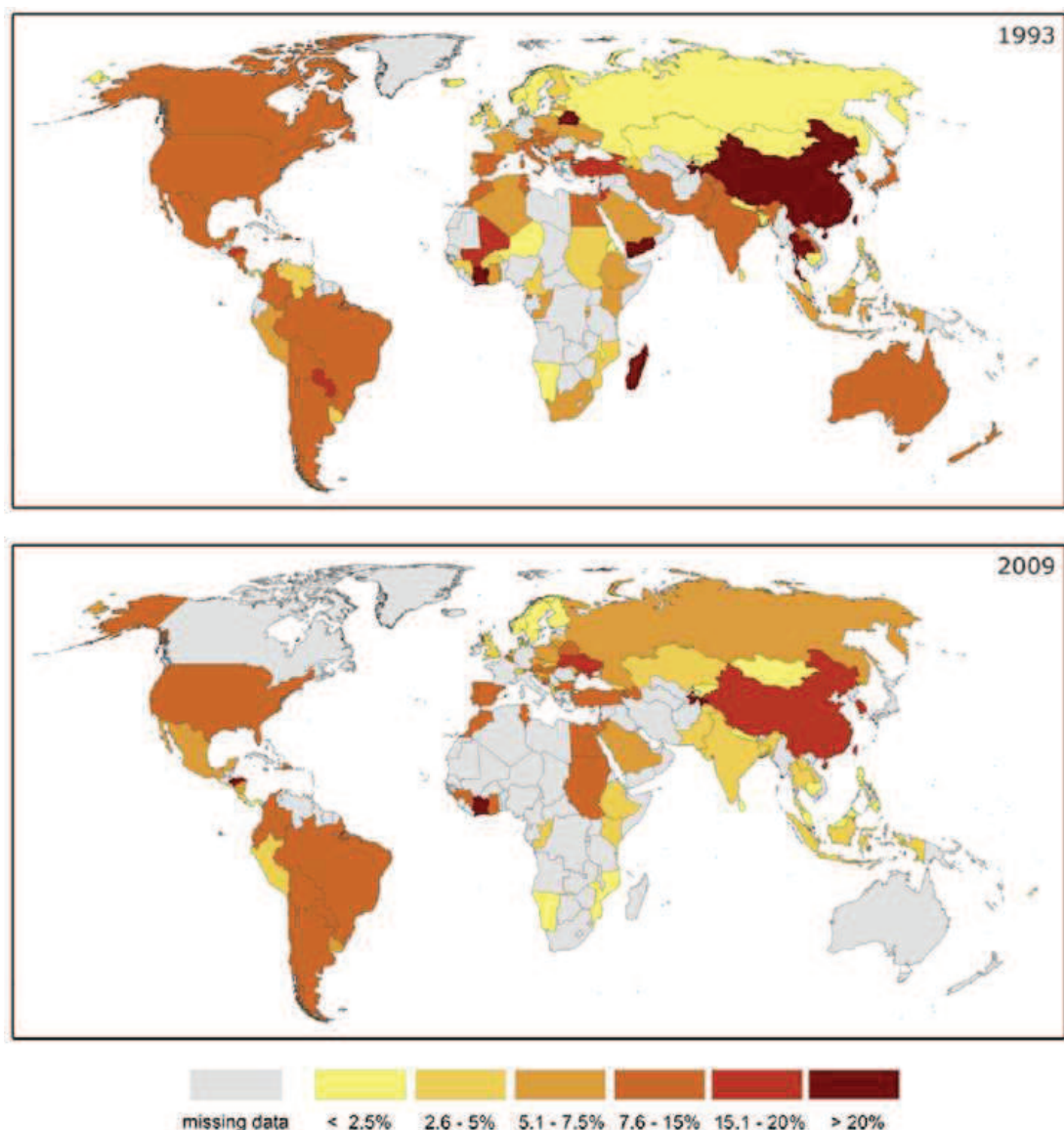


Figure 13 : Répartition spatiale de la vulnérabilité de l'agriculture par pays. Les cartes montrent la dépendance nationale du PIB agricole à la pollinisation pour les années 1993 et 2009 comme un indicateur de la vulnérabilité de l'agriculture dans les différents pays. (Lautenbach *et al.* (2012).

Breeze *et al.* (2014) mettent également en avant que les politiques Européennes en ce qui concerne l'agriculture et les biocarburants ont encouragé une croissance substantielle de la superficie des cultures pollinisées par les insectes à travers le continent. Pourtant, en considérant uniquement les stocks connus d'abeilles domestiques dans 41 pays, ils ont montré que les stocks d'abeilles domestiques étaient insuffisants pour fournir plus de 90% de la demande dans 22 pays étudiés. La demande en termes de pollinisation a augmenté 4.9 fois plus vite que les stocks d'abeilles domestiques entre 2005 et 2010. Ainsi les pays ayant un faible stock d'abeilles domestiques sont susceptibles d'être plus dépendants du service de pollinisation assuré par les abeilles sauvages que les autres pays. Par conséquent, ces résultats

soulèvent des inquiétudes quant à la capacité de nombreux pays à faire face à des pertes importantes de pollinisateurs sauvages et mettent en évidence la nécessité d'évaluer les mesures de conservation mises en place au niveau Européen pour les abeilles afin d'atténuer les risques de déficit de pollinisation.

De plus, comme vu plus haut pour la flore sauvage, plusieurs études suggèrent que des assemblages de pollinisateurs diversifiés et abondants fournissent un service de pollinisation plus stable sur les saisons et les années pour une gamme de cultures plus large (Klein *et al.* 2003, Greenleaf et Kremen 2006b, Hoehn *et al.* 2008, Winfree et Kremen 2009).

III.3.3. « Buzziness as usual » ou réelles menaces ?

Dans un débat par articles interposés, Ghazoul (2005 a et b) d'une part, interroge le déclin proclamé des pollinisateurs et les conséquences que cela pourrait avoir tandis que Steffan-Dewenter *et al.* (2005) d'autre part y répondent. Selon Ghazoul (2005a), les conséquences d'un déclin des pollinisateurs sont surévaluées car la part des cultures qui dépend réellement de la pollinisation est faible (cas des céréales, du riz) et les cultures qui en dépendent sont en fait bien souvent implantées dans des zones de production extensives où les pollinisateurs sont présents et elles sont très rarement exclusivement dépendantes de la pollinisation animale. De plus, dans les cas où ces cultures se retrouvent effectivement dans des systèmes intensifs, l'apport de pollinisateurs de manière artificiel est un intrant comme un autre qui vient combler le déficit. Pour Steffan-Dewenter (2005), cette vision des choses est assez simpliste. En effet si on ne regarde que les volumes produits, les abeilles ne sont pas indispensables pour une grande partie des cultures (Klein *et al.* 2007). Cependant, il ne faut pas ignorer l'importance d'un régime alimentaire équilibré pour assurer une hygiène de vie satisfaisante et la qualité de la santé des populations qui en découle. De plus, bien que la pollinisation animale soit rarement obligatoire, on sait qu'elle augmente la quantité et la qualité des produits (Bommarco *et al.* 2012, Garibaldi *et al.* 2013). Les plantes dont nous mangeons les racines ou les plantes fourragères dépendent aussi de la production de graines assurée par les pollinisateurs. Enfin, la diversité des pollinisateurs assure de meilleurs rendements même en présence de pollinisateurs introduits artificiellement comme c'est le cas de l'abeille domestique (Breeze *et al.* 2011, Garibaldi *et al.* 2013).

Pour conclure, il semble que deux éléments essentiels influent sur la vulnérabilité des productions agricoles : (i) le degré de dépendance des cultures à la pollinisation animale et (ii) les systèmes de productions dominants dans le paysage (intensif versus extensif).

IV. *Apis mellifera* versus abeilles sauvages; putting pollen in more than one basket!

La contribution des abeilles sauvages et de leur diversité à la production agricole (fruits et graines) est sujette à débat. Carreck et Williams (1998) estimaient à 80% la part de la pollinisation agricole attribuée à l'abeille domestique. Plus récemment, Ghazoul (2005a) expliquait que quelques pollinisateurs généralistes et dominants suffiraient pour assurer le service de pollinisation agricole et que l'apport de pollinisateurs de manière artificielle devrait combler un possible déficit. Cependant, un nombre croissant de recherche indique que la proportion du service de pollinisation attribuée aux abeilles sauvages pourrait être bien plus importante qu'on ne le pensait auparavant, même dans les systèmes modernes intensifs agricoles, incitant certains à suggérer que l'importance de l'abeille domestique peut avoir été largement surestimée (Westerkamp et Gottsberger 2000, Ollerton *et al.* 2012). Breeze *et al.* (2011) ont montré que le nombre de colonies d'abeilles domestiques présentes au Royaume-Uni en 2007 était suffisant pour couvrir 34% de la demande de pollinisation contre 70% en 1984. Pourtant, en dépit de cette baisse, les rendements des cultures pollinisées par les insectes ont augmenté en moyenne de 54 % depuis 1984, mettant en lumière un rôle important et insoupçonné des pollinisateurs sauvages. En Wallonie, l'abeille domestique ne serait responsable que de 15% tout au plus de la pollinisation des cultures entomophiles (Terzo et Rasmont 2007). Winfree *et al.* (2007) ont montré que les abeilles sauvages déposaient 62% des grains de pollen sur les fleurs femelles de pastèques et qu'elles en déposaient assez pour assurer une pollinisation optimale dans 91% des fermes étudiées du New Jersey et de Pennsylvanie. Winfree *et al.* (2008) ont également mesuré que 50 à 80 % des besoins de pollinisation concernant les amandiers, les pastèques ou les choux-fleurs sont satisfaits naturellement par des abeilles sauvages locales dans les petites exploitations extensives où sont maintenus des haies, des bosquets et des friches fleuries. De même, les Andrènes ou les reines de bourdons déposent quatre fois plus de pollen sur les fleurs de myrtilles au Canada qu'*Apis mellifera* et pollinisent 3.6 et 6.5 fleurs respectivement lorsque cette dernière en pollinise une (Javorek *et al.* 2002). Dans le Michigan, les abeilles sauvages (majoritairement des

espèces solitaires nichant au sol ou dans des cavités) sont également considérées comme une alternative efficace aux abeilles d'élevages affectées par le CCD pour cette même production (Tuell *et al.* 2009). Dans des vergers de cerisier en Allemagne, les abeilles domestiques représentent 2/3 des visites de fleurs pourtant la production de fruit est uniquement corrélée aux visites effectuées par les abeilles sauvages (Holzschuh *et al.* 2012) (figure 14).

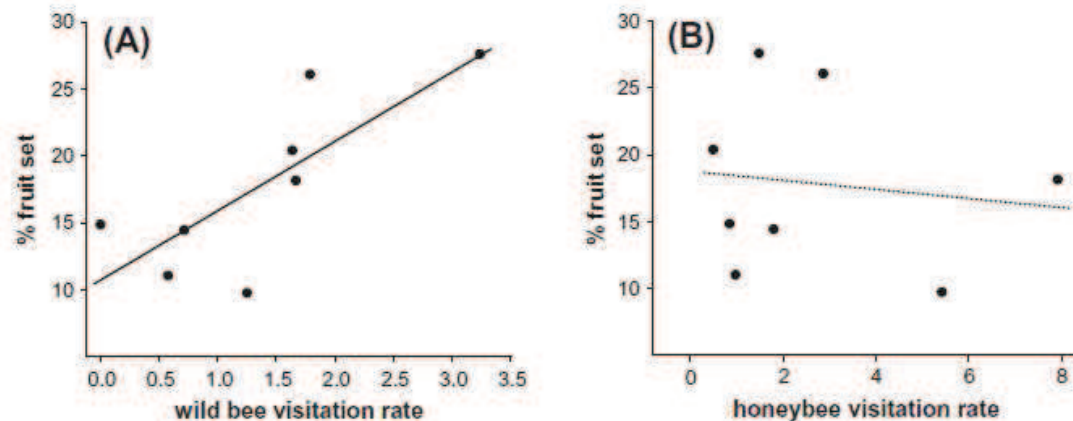


Figure 14 : Effet du taux de visite des abeilles sauvages (A) et d'*Apis mellifera* (B) sur la production des cerisiers. Les taux de visites sont exprimés comme le nombre d'individus observés sur 1000 fleurs pendant 60 minutes. La ligne solide indique une régression significative ($p < 0.05$) et la ligne en pointillé une régression non significative ($p > 0.05$) (Holzschuh *et al.* 2012).

Récemment, dans une méta-analyse, Garibaldi *et al.* (2013) ont trouvé une relation positive entre la production de fruits et le nombre de visites aux fleurs par les abeilles sauvages dans 41 agrosystèmes à travers le monde. Ils ont démontré que l'action de l'abeille domestique ne peut pas remplacer la contribution d'assemblages variés de pollinisateurs sauvages pour assurer la pollinisation d'une grande gamme de cultures sur tous les continents. Cependant Rader *et al.* (2009) soulignent que même si certains pollinisateurs sauvages sont aussi efficaces que l'abeille domestique pour polliniser de grandes surfaces en culture, leur nombre est moins prévisible d'une année sur l'autre car elles sont plus vulnérables aux perturbations. De même dans une méta-analyse, Winfree *et al.* (2009) montrent que les colonies domestiques et sauvages d'*Apis mellifera* semblent moins affectées par les perturbations de leurs habitats. Leur présence pourrait rendre les systèmes plus résilients face aux perturbations (figure 15).

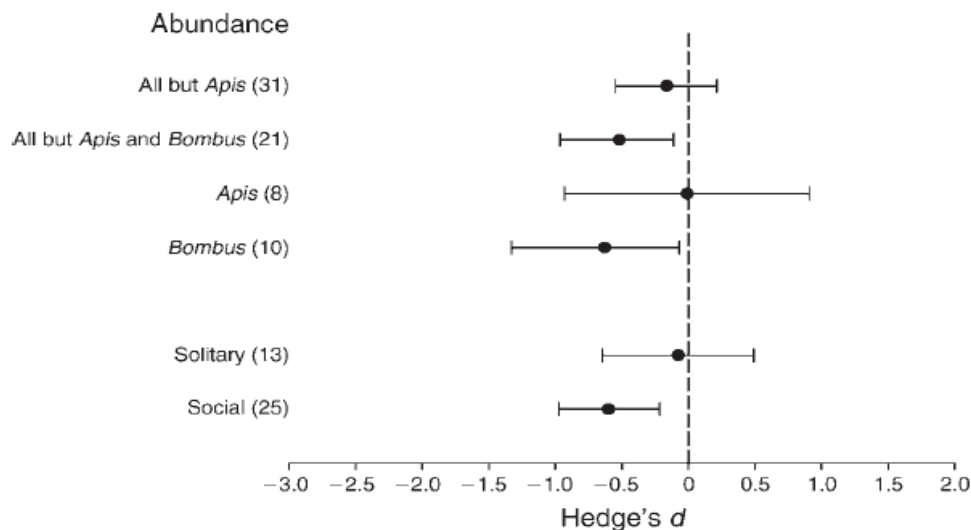


Figure 15 : Effets des perturbations sur l'abondance de différents groupes d'abeilles (Méta-analyse). Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance à 95%. Les effets sont considérés significatifs lorsque les barres d'erreur ne chevauche pas le zéro. La taille des échantillons est donnée entre parenthèses. Les perturbations comprennent la perte ou la fragmentation de l'habitat autour des sites d'étude (impossibilité de distinguer entre les deux dans les études retenues), l'agriculture, l'exploitation forestière, le pâturage, le feu, l'utilisation des pesticides et le travail du sol (Winfree *et al.* 2009).

Pour la pérennité du service écologique, il paraît essentiel de ne pas miser sur une seule espèce de pollinisateurs. Les abeilles sauvages comme d'élevages jouent un rôle complémentaire, en pollinisant des plantes différentes, et parfois additionnel, en pollinisant de concert les mêmes plantes, ce qui améliore leur fécondation (Klein *et al.* 2003, Greenleaf et Kremen 2006b). Par exemple, dans des champs de citrouilles, en Indonésie, Hoehn *et al.* (2008) ont montré que la diversité de pollinisateurs était positivement corrélée à la quantité de graine de citrouilles produites (figure 16).

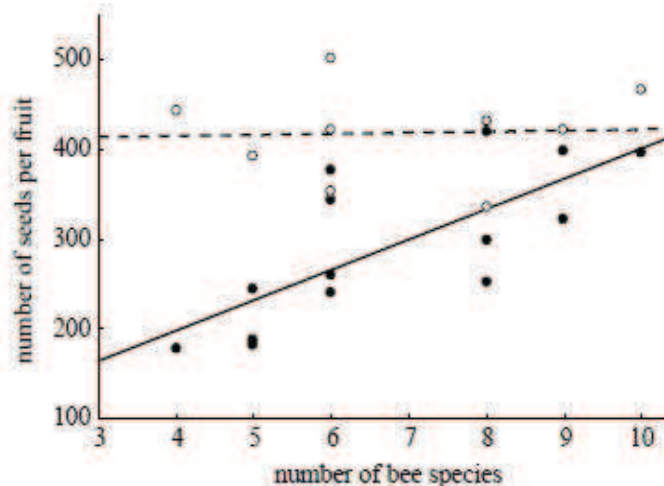


Figure 16 : Nombre moyen de graines par fruit sur les pieds de citrouilles étudiés en relation avec le nombre d'espèces d'abeilles quantifiées sur ces mêmes pieds. Les résultats obtenus pour les fleurs laissées en accès libre aux pollinisateurs sont montrés par les ronds pleins et la ligne solide. Les résultats obtenus pour les fleurs contrôles, pollinisées à la main puis ensachées, sont montrées par 9 points blancs et une ligne pointillée (Hoehn *et al.* 2008).

Les différentes espèces d'abeilles présentaient à la fois des préférences spatiales de visite des fleurs sur les plants mais également des périodes d'activité préférentielles (figure 17).

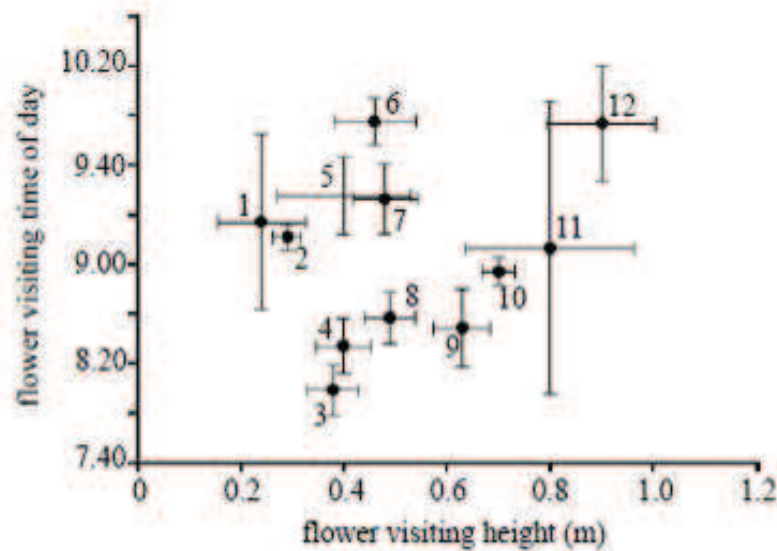


Figure 17 : Hauteur des fleurs et périodes auxquelles chaque espèce d'abeilles visite préférentiellement les fleurs de citrouilles. La moyenne et les écarts-types sont figurés. Numéro attribué à chaque espèce : 1 : *N. concinna* ; 2 : *Lasioglossum sp* ; 3 : *A. cerana* ; 4 : *X. dejeani* ; 5 : *N. fulvata* ; 6 : *C. cognata* ; 7 : *Trigona sp* ; 8 : *Amegilla sp* ; 9 : *X. confusa* ; 10 : *L. halictoides* ; 11 : *A. dorsata* ; 12 : *X. nobilis* (Hoehn et al. 2008).

Dans les vergers d'amandier en Californie, Brittain *et al.* (2013a) ont eux aussi montré une complémentarité spatiale des pollinisateurs dans les arbres (figure 18). Ils ont comparé la répartition d'*Apis mellifera* lorsqu'elle est seule présente dans les vergers à des vergers où d'autres pollinisateurs sont présents en fonction de la vitesse du vent. Par vent faible, *Apis mellifera* visite préférentiellement les fleurs du haut de l'arbre en présence ou non d'autres espèces. Ainsi en présence d'*Apis mellifera* les autres espèces sont complémentaires puisqu'elles visitent plus fréquemment les fleurs du bas de l'arbre. Par vent fort ($> 2.5 \text{ m s}^{-1}$), les vergers où seul *Apis mellifera* est présente ont un nombre de visites florales presque nul alors que les vergers où plusieurs espèces sont présentes ont un nombre de visites florales diminué mais dans une moindre mesure car les abeilles sauvages sont toujours actives.

Ces exemples illustrent bien le mécanisme de complémentarité interspécifique déjà évoqué plus haut.

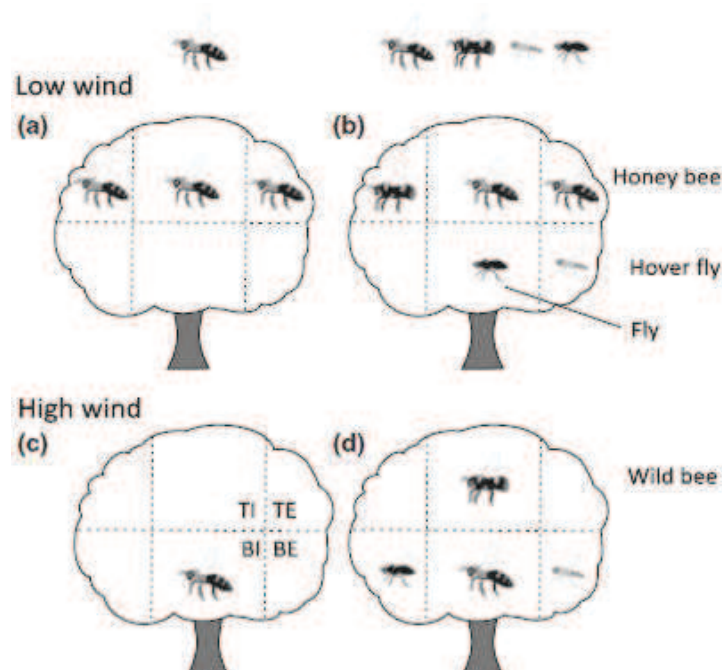


Figure 18 : Représentation schématique des visites des fleurs d'amandier dans différentes parties de l'arbre [top interior (TI), top exterior (TE), bottom interior (BI), and bottom exterior (BE)], dans des vergers avec une faible ou une forte diversité de pollinisateurs et dans des conditions environnementales différentes, dans ce cas, la vitesse du vent. Les vergers à faible diversité contiennent seulement ou très majoritairement uniquement l'abeille domestique (a) alors que ceux à forte diversité reçoivent des visites florales d'une grande gamme de pollinisateurs (b). Les différents groupes de pollinisateurs présentent une complémentarité spatiale dans leur choix de visite florale (b), augmentant la production de fruit de l'arbre. En cas de fort vent, les préférences spatiales des différents groupes de pollinisateurs sont modifiées et les visites de certains groupes diminuent de manière disproportionnée (c). Dans les vergers à forte diversité cette diminution est en partie tamponnée par les pollinisateurs sauvages (Brittain *et al.* 2013a).

Une autre étude de Brittain *et al.* (2013b) montre également que l'efficacité d'*Apis mellifera* pour polliniser les amandiers en Californie augmente en présence d'autres pollinisateurs (figure 19). Ses déplacements deviennent plus efficaces car elle passe plus souvent d'une rangée d'arbre à une autre entraînant probablement un dépôt plus important de pollen compatible entre les différentes variétés d'arbres (figure 19). Contrairement à Greenleaf et Kremen (2006b) qui reliaient directement le nombre de visites des fleurs de tournesol par plusieurs espèces à une meilleure production de graines, Brittain *et al.* (2013b) observent peu de fleurs visitées par plusieurs espèces. Ils relient donc une meilleure efficacité de pollinisation d'*Apis mellifera* due à son comportement de déplacement en présence d'autres pollinisateurs et les meilleurs rendements qui en découlent, à deux mécanismes :

- (i) l'épuisement des ressources : certaines abeilles sont capables de voler à des températures plus basse qu'*Apis mellifera* (Vicens et Bosch 2000, Corbet *et al.* 2008, Tuell et Isaacs 2010), elles ont donc déjà récolté les ressources plus tôt dans la journée forçant *Apis mellifera* à se déplacer davantage ;

- (ii) les marques olfactives laissées par les autres espèces sur les fleurs déjà butinées (Eltz 2006) : il est connu qu'*Apis mellifera* évite les fleurs déjà visitées et marquées par les bourdons (Stout et Goulson 2001). L'augmentation de la concurrence pour les ressources pourrait la pousser à se déplacer davantage entre les rangs.

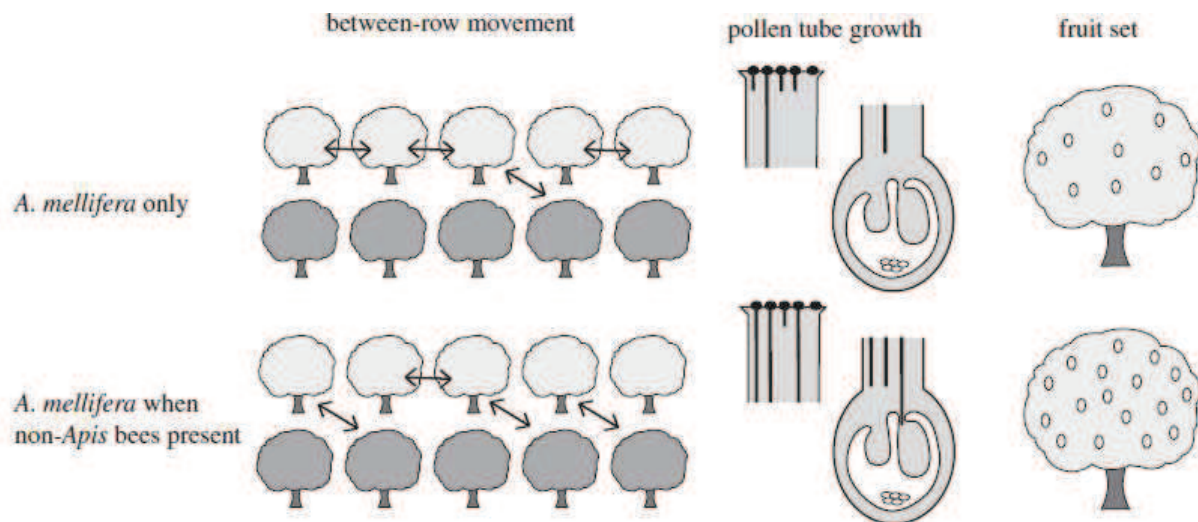


Figure 19 : Impact de la présence de différents pollinisateurs sur les mouvements d'*Apis mellifera*, l'efficacité de pollinisation et la production de fruit des vergers d'amandiers. Pour le schéma présentant la croissance des tubes polliniques dans le style, le dessin à gauche montre les dépôts de pollen et l'initiation de la croissance du tube pollinique, le dessin à droite montre la croissance du tube jusqu'à la base du style et les conséquences sur la fertilisation (Brittain *et al.* 2013b).

De plus, dans les cas de cultures non pérennes, une diversité d'espèces de pollinisateurs sauvages sur un site permettrait l'adaptation aux systèmes floraux des différentes cultures qui se succèdent. L'importance de cette diversité spécifique des pollinisateurs pour les rendements agricoles peut être lue à travers l'exemple suivant. Dans le Val d'Authion dans les années 1970, la culture d'une nouvelle variété de trèfle (tétraploïde), à production de biomasse majorée (feuilles allongées), a paradoxalement occasionné une baisse de rendement d'un facteur 10 à 15 fois (Tasei, 1984). En fait il s'est avéré qu'il n'y avait que 6 espèces de bourdons présentes sur le site disposait d'une langue suffisamment longue pour polliniser les fleurs de ce trèfle allongé, à corolle également allongée.

Finalement, tous ces travaux suggèrent que des assemblages de pollinisateurs sauvages diversifiés et abondants fournissent un service de pollinisation plus stable et efficace sur les saisons et les années pour une grande gamme de culture. En effet, la diversité des comportements de butinage et les interactions spécifiques que cela induit, due à diverses exigences écologiques des espèces, entraîne la complémentarité fonctionnelle des abeilles qui contribue à augmenter le succès reproducteur des plantes. Dans un contexte de changement

global, la conservation de la biodiversité des pollinisateurs en général est essentielle pour assurer la viabilité des services de pollinisation dans l'avenir (Christmann et Aw-Hassan 2012). Après avoir vu la complémentarité fonctionnelle des abeilles pour la pollinisation, nous allons nous intéresser à la complémentarité des habitats pour fournir aux abeilles l'ensemble des ressources dont elles dépendent. Nous commencerons par présenter le cadre théorique de la complémentarité d'habitat et les processus écologiques qui en découlent pour ensuite le voir appliquer aux abeilles.

V. Vers une approche globale des paysages agricoles : complémentarité des habitats semi-naturels et des cultures entomophiles dans le paysage ?

V.1. Complémentation/supplémentation d'habitat : cadre théorique

Dunning *et al.* (1992) définissent la complémentation et la supplémentation comme deux processus écologiques fondamentaux agissant à l'échelle du paysage sur la diversité spécifique, mais dans des contextes bien distincts :

- (i) dans le cas de la complémentation, un organisme est dans l'obligation d'utiliser plusieurs ressources (trophiques ou autres : site de ponte, refuge...) distribuées dans des taches d'habitats différentes (typiquement deux ressources réparties en deux types de taches) qui ne peuvent pas être substituées l'une par l'autre. Ainsi, pour bénéficier de ces ressources complémentaires, nécessaires pour subvenir à tous ses besoins, mais disponibles à différents moments ou endroits, l'organisme doit se déplacer entre les différentes taches d'habitats. On parle d'espèces multi-habitats.
- (ii) dans le cas de la supplémentation, un organisme cherche un seul type de ressource mais celle-ci est distribuée en plusieurs taches trop petites pour qu'une seule lui apporte la quantité totale dont il a besoin. Il doit donc également se déplacer au sein du paysage mais cette fois pour atteindre des taches du même type (figure 20).

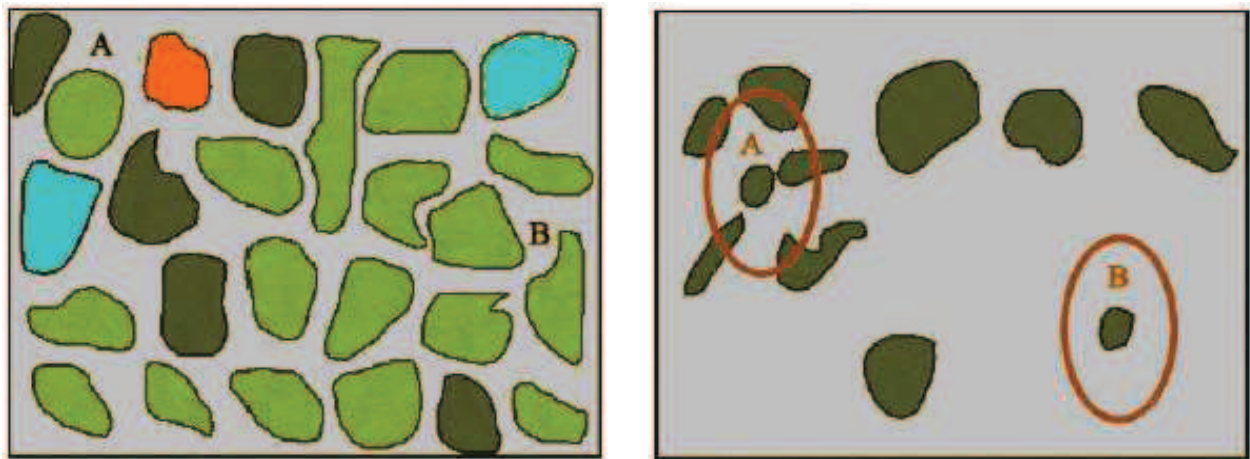


Figure 20 : Processus de complémentation (à gauche) et de supplémentation (à droite) du paysage. Dans la complémentation, une espèce devant utiliser 4 ressources réparties dans 4 types de taches différents (vert clair, vert foncé, bleu et orange) pourra se maintenir dans le paysage A mais pas dans le B. Dans la supplémentation, une espèce devant utiliser la ressource distribuée dans les taches vert foncé et aux capacités de dispersion limitées (ovale rouge), pourra se maintenir dans le paysage A mais pas dans le B (d'après Dunning *et al.* 1992).

Ces processus de complémentation et supplémentation ont été montrés pour plusieurs groupes d'espèces : abeilles (Tscharntke *et al.* 1998, Sheffield *et al.* 2008), papillons (Ouin *et al.* 2004, Dulaurent *et al.* 2011), mouches (Delettre *et al.* 1998), oiseaux (Fuller *et al.* 2004, Barbaro *et al.* 2008, Mueller *et al.* 2009), chauve-souris (Ethier et Fahrig 2011), amphibiens (Pope *et al.* 2000). Ils sont aussi importants pour les plantes, puisqu'une plante à fleur peut par exemple bénéficier d'un pollinisateur ayant utilisé des ressources alternatives dans un autre type d'habitat (Tscharntke *et al.* 2012).

En milieu agricole, ils ont été le plus souvent considérés entre les couverts semi-naturels et les cultures (Blitzer *et al.* 2012) en particulier pour les ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels, qui en règle générale passent l'hiver dans les habitats semi-naturels puis se nourrissent et se reproduisent dans les cultures (Bianchi *et al.* 2006, Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Les habitats semi-naturels sont alors largement perçus comme une source importante de régulateurs qui se dispersent dans les cultures à proximité, réduisant potentiellement l'impact des ravageurs. Dans ce cas on parle des effets de « spillover » (cf encart 2) depuis les habitats semi-naturels vers les cultures. La diversité des ressources disponibles dans les habitats semi-naturels tout au long de l'année (présence de ressources alternatives en proie et hôte, de ressources alternatives en pollen et nectar, de zones d'abri et de sites d'hibernation...) permet le développement des régulateurs, qui se dispersent dans les cultures (Tscharntke *et al.* 2007).

Rand *et al.* (2006) ont également démontré que des effets de « spillover » peuvent aussi exister depuis les cultures vers les habitats semi-naturels. Il semble que ce soit la productivité primaire de l'habitat qui détermine le sens des effets de « spillover ». En effet, les systèmes très productifs, tel que des zones cultivées, abritent et soutiennent à un moment donné, des densités de proies importantes entraînant l'arrivée plus ou moins rapide des prédateurs sur ces zones, qui s'y développent à leur tour (figure 21). A la fin de la culture, les organismes, en particulier les auxiliaires (Keller et Häni 2000), doivent se déplacer vers des habitats plus stables comme les habitats semi-naturels dont la qualité influence les populations de l'année suivante.

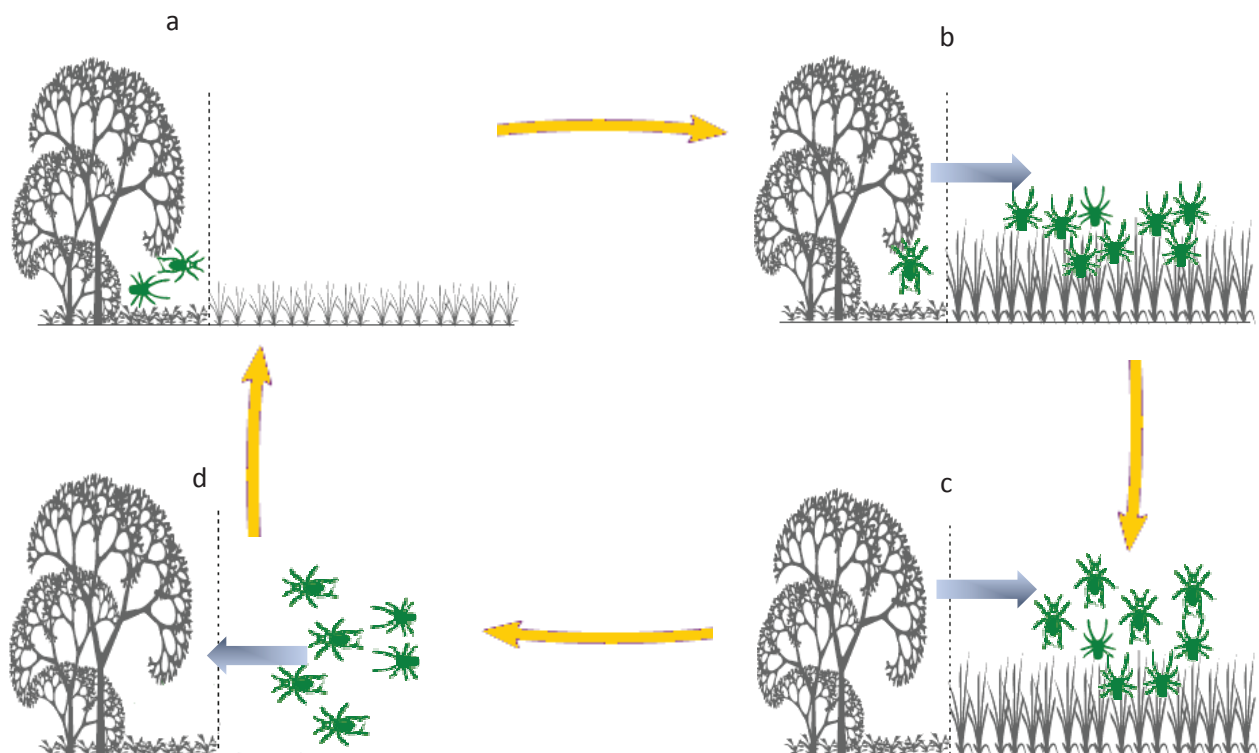


Figure 21 : Modèle de colonisation cyclique proie/prédateur entre les cultures et les habitats semi-naturels adjacents (adapté de Rand *et al.* 2006, dessin tiré de Roume 2011). En a, les organismes sortent d'hibernation ou de diapause et utilisent les ressources présentes dans l'habitat semi-naturel pendant que la culture s'établit à proximité ; en b, la culture est établie et les « pestes » l'envahissent pour s'alimenter et se reproduire sur le végétal ; en c, les prédateurs envahissent à leur tour la culture pour s'alimenter ou se reproduire grâce à la présence de leur proie et ainsi en réguler les populations ; en d, la culture est récoltée, les organismes doivent donc retourner dans les habitats semi-naturels, augmentant potentiellement la pression de prédation dans ces habitats.

Cet exemple illustre bien une complémentarité ou une supplémentation temporelle de deux types d'habitat dont l'attractivité est très variable dans le temps. Il se peut aussi que la présence des deux habitats ne soit pas indispensable à la présence d'un prédateur qui trouverait l'ensemble des ressources dont il a besoin dans l'habitat semi-naturel. Cependant, selon la théorie de l'approvisionnement optimal (Mac Arthur et Pianka, 1966), qui veut que les

animaux exploitent leur environnement de façon à maximiser leur gain énergétique (rapport entre la quantité d'énergie tirée de la consommation de la ressource et la quantité d'énergie dépensée pour acquérir cette ressource), il est logique que le prédateur exploite la ressource là où elle est la plus abondante et la plus facile d'accès, c'est-à-dire dans la culture. Dans ce cas, la présence des deux habitats, bien que non indispensable, entraîne un développement plus important des populations (Holzschuh *et al.* 2013, Riedinger *et al.* 2014) (figure 22).

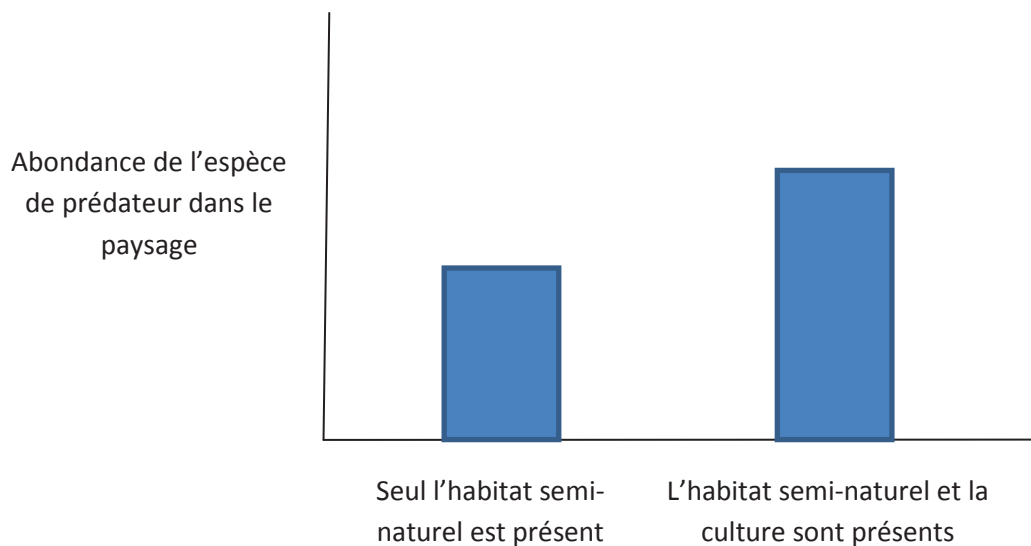


Figure 22 : Illustration de l'effet de la supplémentation non indispensable sur l'abondance d'une espèce dans deux paysages (schéma pers).

Rand *et al.* (2006) suggèrent également que les effets de « spillover » peuvent résulter d'une complémentation ou d'une supplémentation des deux habitats au même moment. L'accès aux ressources présentes dans les deux habitats peut expliquer en partie la plus forte abondance de prédateurs et la meilleure régulation des pestes sur les bords de parcelles cultivées (figure 23).

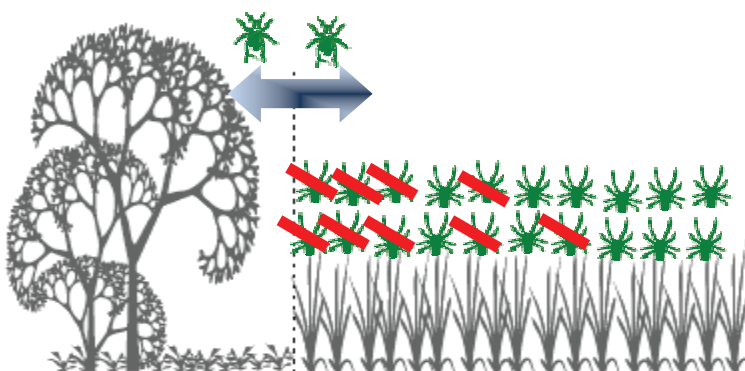


Figure 23 : Complémentation ou supplémentation entre la culture et l'habitat semi-naturel adjacent et ses conséquences sur la régulation des pestes.

Enfin, plus récemment, certaines études suggèrent que les processus de complémentation et supplémentation pourraient également avoir lieu entre différentes cultures car elles présentent des ressources au même moment ou à des périodes différentes (Miguet *et al.* 2013, Rollin *et al.* 2013, Vasseur *et al.* 2013).

Encart 2 : Définition de « spillover »

Nous définissons le phénomène de « spillover » comme étant le mouvement des organismes d'un habitat à un autre pour répondre à leurs besoins (Blitzer *et al.* 2012). En effet, l'habitat d'où ils viennent ne leur procure pas ou plus l'ensemble des ressources dont ils ont besoin pour survivre et compléter leur cycle de vie, ils se déplacent donc vers une autre tâche d'habitat pour les trouver.

V.2. Complémentation/supplémentation d'habitat : cas des abeilles

Pour illustrer le processus de complémentation chez les abeilles on peut citer 5 ressources complémentaires indispensables mais qui se trouvent généralement à différents endroits dans le paysage (exemple figure 24a) : les sites de nidification, d'accouplement, ceux où trouver les matériaux nécessaires à la construction du nid, ceux où s'approvisionner en nectar et ceux où s'approvisionner en pollen.

Pour illustrer le processus de supplémentation chez les abeilles on peut citer la disponibilité en ressources florales dans un paysage qui représente une ressource variable dans l'espace ou le temps (figure 24b). Cependant, derrière le terme « ressources florales » on sait que chaque plante est visitée soit pour son pollen soit pour son nectar soit pour les deux. Il y a donc bien souvent aussi complémentation entre les différentes ressources florales. Si on va plus loin, on sait également que chaque pollen présente en quantité et diversité des éléments nutritifs variables d'une espèce de fleur à l'autre (Tasei et Aupinel 2008, Vanderplanck *et al.* 2014). Dans ce cas, il y a complémentation trophique des différents pollens.

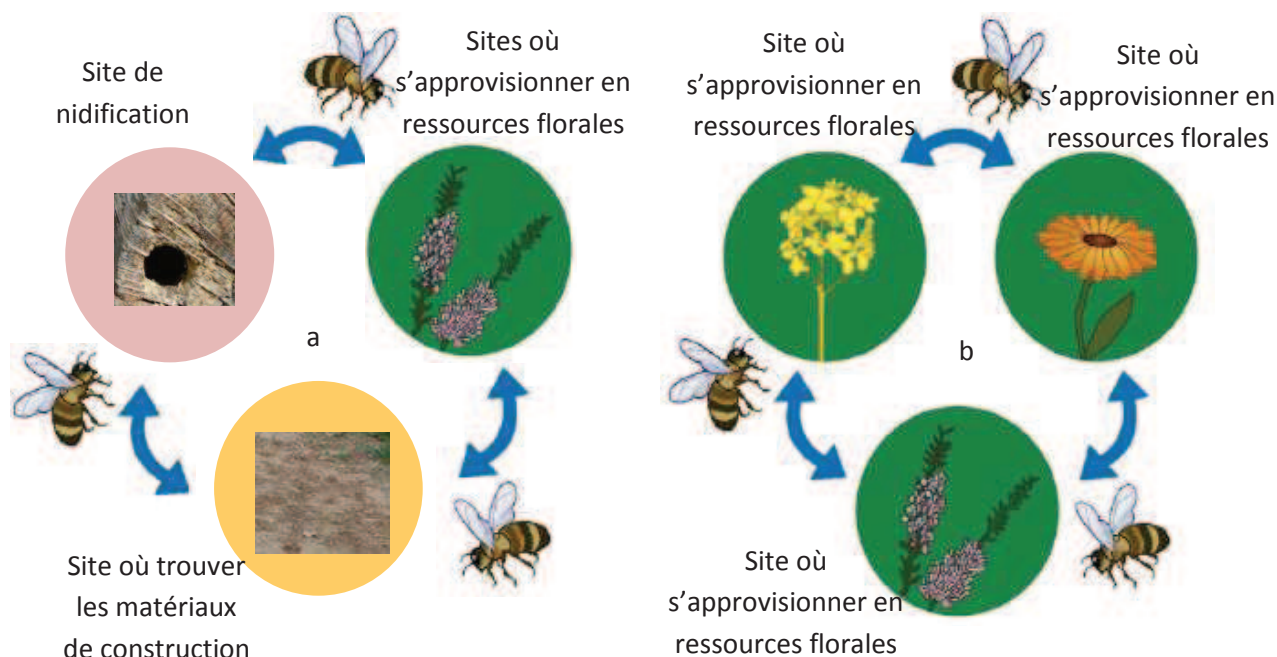


Figure 24 : Les deux processus de (a) complémentation, et (b) supplémentation adapté aux abeilles. Ils interviennent quand les individus se déplacent entre différents habitats dans le paysage pour utiliser respectivement, des ressources non-substituables et substituables. Ils soulignent la nécessité pour de nombreuses espèces de relier entre eux différents habitats pour compléter leur cycle de vie et sont donc une mesure de la distance maximale entre les habitats pour que l'organisme puisse s'y déplacer (d'après Colding 2007).

Les abeilles sont des modèles d'étude très intéressants pour étudier ces processus de complémentation ou supplémentation car ce sont des organismes mobiles qui utilisent différents « habitats partiels » selon le terme consacré par Westrich (1996). De plus, au sein de ce groupe les besoins des mâles et des femelles sont différents car les femelles sont les seules à prendre soin des larves, la principale activité des mâles étant de trouver des femelles pour se reproduire. Par exemple, alors que les femelles d'Andrènes (comme toutes les femelles non parasites) sont des « central place foragers », les mâles d'Andrènes se concentrent dans les endroits où des femelles réceptives sont les plus susceptibles d'être présentes (Eickwort 1980), arborant différentes stratégies reproductives comme l'attente à la sortie des nids (Butler 1965, Tengö 1979) ou le marquage de la végétation créant des « tâches » attractives pour les femelles et d'autres mâles (Tengö 1979, Ayasse 2001).

Ces différences de comportements se traduisent par des caractéristiques physiques typiques de chacun des sexes (figure 25) et une utilisation différente des paysages (figure 26). Dans la littérature on s'aperçoit que les effets de différentes variables sur les populations d'abeilles sont souvent mesurés sur l'ensemble de la communauté sans distinction de sexe or il est très vraisemblable que ces deux groupes réagissent très différemment à leur environnement.

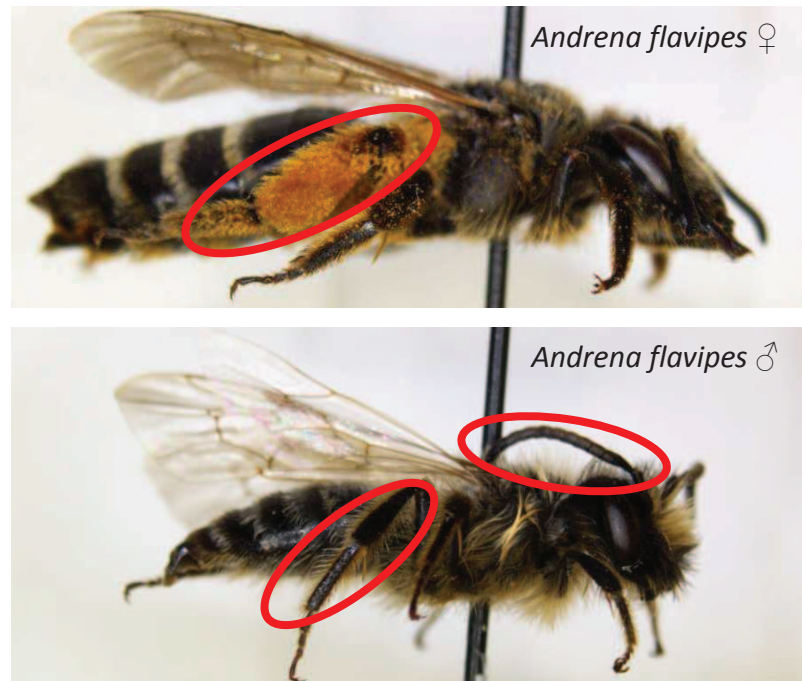


Figure 25 : Caractéristiques morphologiques des mâles et des femelles reflétant une utilisation différente des paysages. Sur la femelle on peut voir la présence d'une brosse de récolte du pollen, absente chez le mâle. Sur le mâle, on peut voir des antennes plus longues que chez la femelle (13 articles contre 12) qui lui permettent de trouver ses partenaires.

De même les abeilles coucous (cleptoparasites) ne prennent pas soin de leurs larves et le succès reproducteur des femelles de ces groupes dépend entièrement de leur capacité à localiser les nids de leur hôte puis à s'y introduire (Cane 1983). Là encore ces groupes utilisent le paysage différemment de leurs hôtes car elles n'ont pas les mêmes besoins (figure 26).

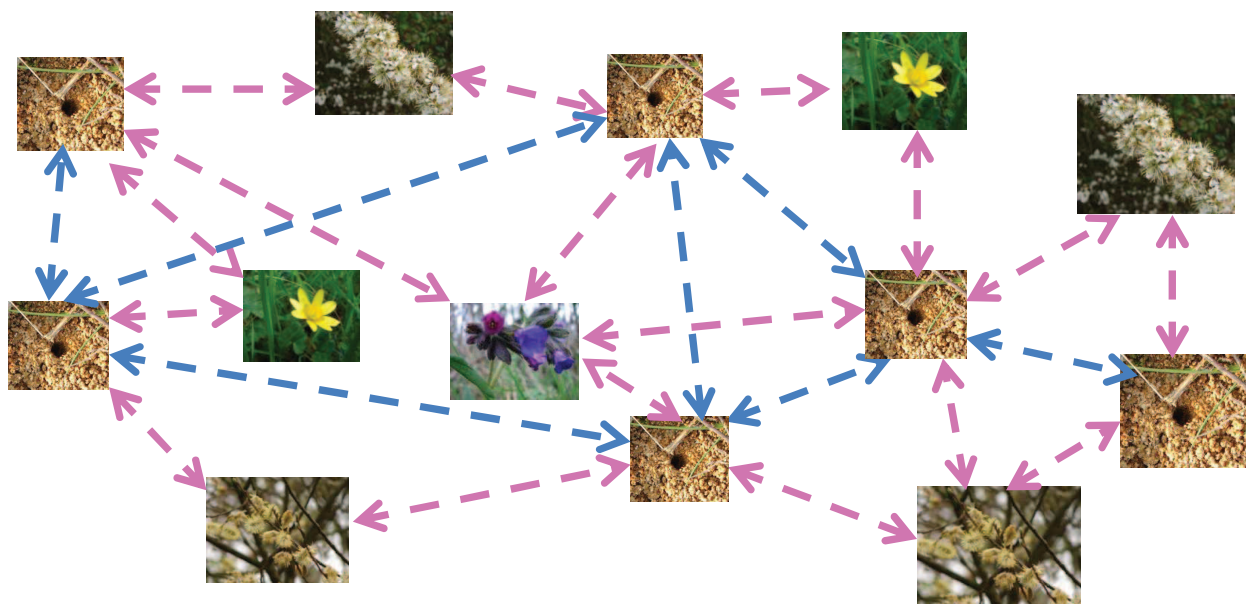


Figure 26 : Représentation simplifiée de l'utilisation du paysage par les femelles (déplacements en rose) et par les mâles et cleptoparasites (déplacements en bleu).

Finalement il apparaît que l'étude des processus de complémentation à l'échelle d'un paysage soit complexe sur un groupe aussi vaste que les abeilles et que cela n'est cohérent que si l'on étudie chaque groupe écologique séparément (par exemple : mâles versus femelles, hôtes versus parasites).

Dans les paragraphes suivants (VI.3. ; VI.4. et VI.5.) nous verrons l'importance de deux types d'habitats dans la complémentation ou supplémentation appliquée aux abeilles, que sont les habitats semi-naturels et les parcelles cultivées. Nous terminerons par présenter des travaux récents qui associent les caractéristiques de ces deux types d'habitats pour mesurer au niveau européen les capacités de pollinisation des territoires.

V.3. Importance des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles

L'effet du paysage sur la biodiversité est principalement étudié en prenant en considération les habitats non cultivés. En effet, la plupart des études sur les effets du paysage se sont focalisées sur la quantité des habitats semi-naturels (Hendrickx *et al.* 2007, Le Féon *et al.* 2010, Watson *et al.* 2011, Klein *et al.* 2012) car ils sont indispensables au maintien des populations d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles. D'ailleurs, dans l'inventaire des causes de déclin des pollinisateurs, la perte d'habitats naturels et semi-naturels est considérée comme une cause majeure du déclin des pollinisateurs (Winfree *et al.* 2009).

Comment l'effet des habitats semi-naturels sur les abeilles et leur service est-il évalué ? La discipline qui le permet est l'écologie du paysage. Cette discipline a pour objectif de comprendre les relations entre les fonctionnements écologiques et la structure et l'organisation des paysages. Deux approches principales et complémentaires sont utilisées. L'analyse de l'effet des habitats sur les pollinisateurs ou leur service porte sur : (i) l'influence de la distance entre le point d'échantillonnage et l'habitat semi-naturel le plus proche ou (ii) l'influence du contexte paysager (proportion d'habitat semi-naturel) autour du point d'échantillonnage. Plusieurs études menées à travers le monde ont montré que l'abondance et la diversité des populations d'abeilles aux points d'échantillonnage diminuent en parallèle avec la distance par rapport aux zones de milieu naturel ou semi-naturel les plus proches (Steffan-Dewenter et Tschardt 1999, Ricketts 2004, Chacoff *et al.* 2008). Dans une méta-analyse, Ricketts *et al.* (2008) ont montré que le taux de visite des pollinisateurs chute de 50% à une distance de 668

m des habitats semi naturels. Ils trouvent également un déclin fort de la richesse spécifique à partir de 1500 m mais pas de résultats clairs sur la baisse de la production agricole (figure 27).

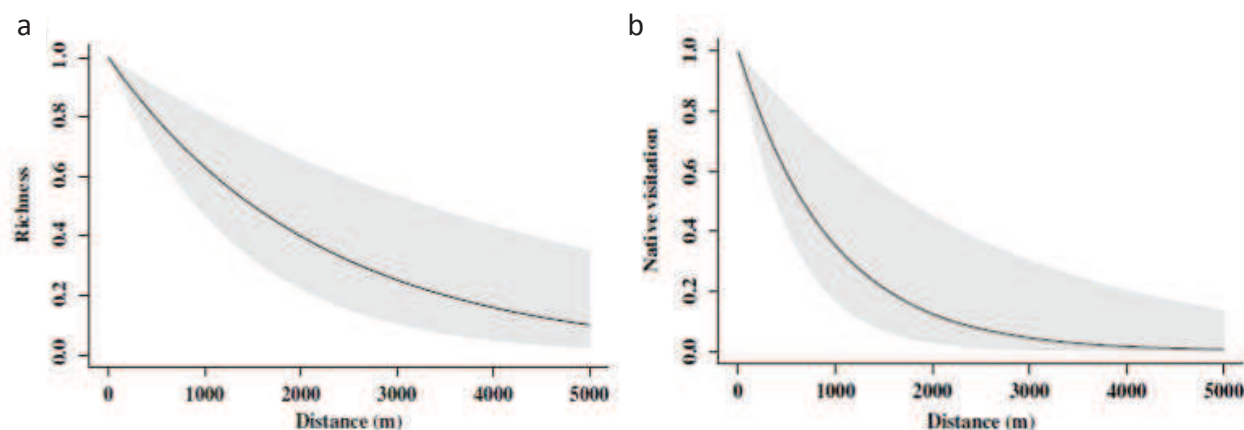


Figure 27 : Relation entre la richesse spécifique (a), le taux de visites (b) de pollinisateurs en fonction de l'isolement par rapport aux habitats naturels. Les courbes de déclin en pollinisateurs sont asymptotiques et la distance à laquelle la valeur chute à 50% de son niveau initial est de 1500 m pour la richesse spécifique (a) et de 668 m pour les taux de visites (b) (Ricketts *et al.* 2008).

D'autres encore montrent que l'abondance et la diversité des populations d'abeilles aux points d'échantillonnage augmentent avec la proportion de milieu naturel dans leur environnement (Steffan-Dewenter 2002, Morandin *et al.* 2007, Brosi 2009, Klein *et al.* 2012). Cette relation a été vérifiée par Le Féon *et al.* (2010) dans 14 paysages agricoles dans 4 pays d'Europe de l'Ouest (figure 28).

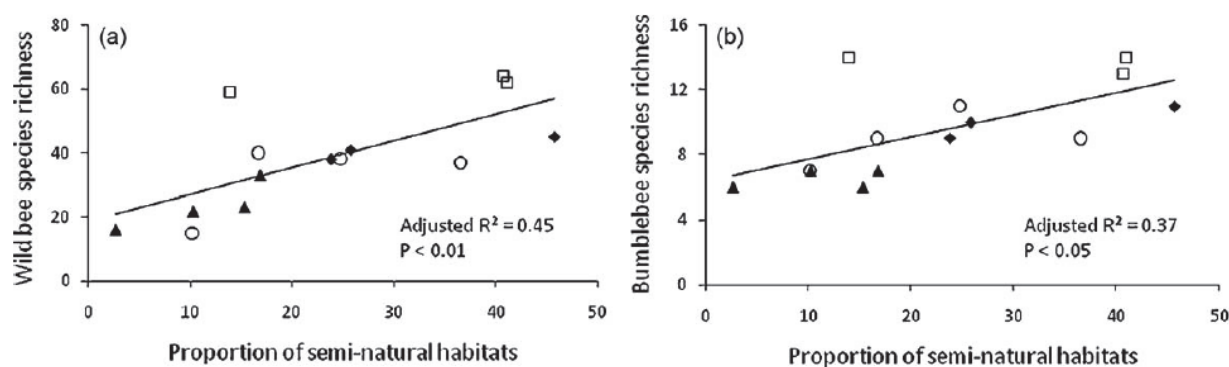


Figure 28 : Richesse spécifique des abeilles sauvages et des bourdons en fonction de la proportion en habitats semi-naturels, les cercles vides sont les données obtenues en Belgique, les losanges pleins sont les données obtenues en France, les triangles pleins sont les données obtenues au Pays Bas et les carrés vides sont les données obtenues en Suisse) (Le Féon *et al.* 2010).

Holzschuh *et al.* (2012) montrent également que le nombre de visites des abeilles sauvages aux fleurs de cerisier en Allemagne, augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels dans un

rayon de 1km autour des vergers. Une augmentation de 20 à 50% de ces habitats dans le paysage augmente de 150% la production de fruits (figure 29).

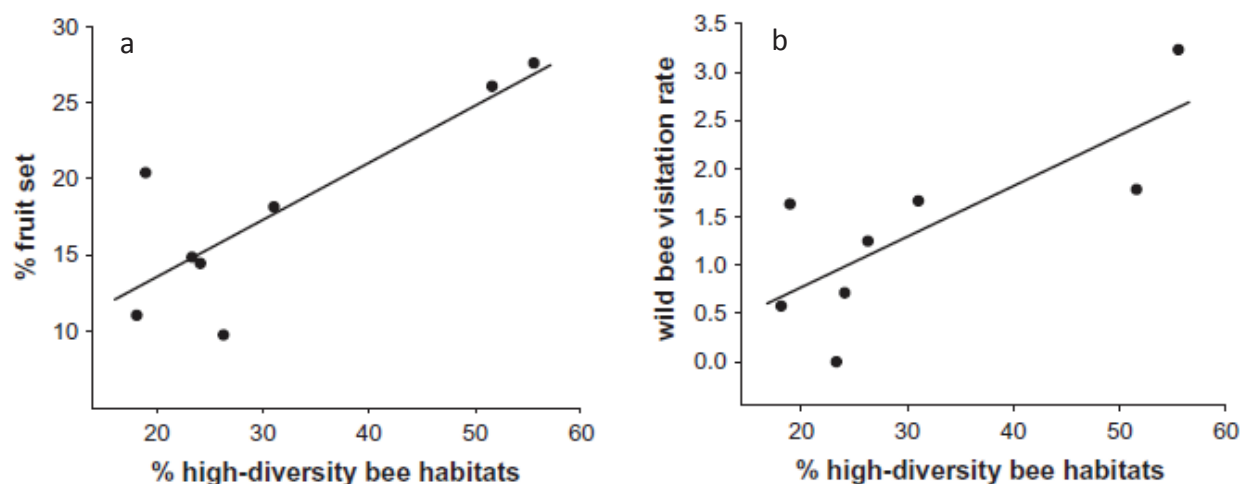


Figure 29 : Effet de la proportion d'habitats semi-naturels autour de vergers de cerisiers dans un rayon de 1 km, sur la production de cerise (a) et le taux de visite par les abeilles sauvages (b). Les taux de visites sont exprimés comme le nombre d'individus observés sur 1000 fleurs pendant 60 minutes. Les lignes solides indiquent une régression significative ($p < 0.05$) (Holzschuh *et al.* (2012)).

Enfin, certaines études ne montrent pas de rôle positif des habitats semi-naturels. Carré *et al.* (2009) ont mesuré que l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages n'étaient pas significativement affectées par la densité de milieux semi-naturels environnants en Europe de l'Ouest.

Le plus souvent, on s'aperçoit, que seule la quantité d'habitats semi-naturels a été utilisée comme indicateur de la qualité des paysages (Le Féon *et al.* 2010, Watson *et al.* 2011, Klein *et al.* 2012) alors que les abeilles sont également sensibles à l'arrangement spatial de ces éléments, à leurs caractéristiques intrinsèques et aux différentes matrices qu'elles doivent traverser (cf I.2). Ainsi, certaines études ont pris en compte à la fois la surface de ces habitats mais également leur organisation spatiale et leur configuration. Par exemple, Arthur *et al.* (2010) ont pris comme variable explicative de la présence des pollinisateurs dans des parcelles de colza, à la fois la quantité des habitats forestiers (habitats favorables) dans le paysage mais également une variable de « lien » (Link score) qui prend en considération l'éloignement des tâches d'habitats forestiers entre elles et leurs tailles. Finalement, les grandes tâches d'habitats forestiers continues ont une grande valeur de « lien », les grandes tâches plus dispersées ou les petites tâches proches les unes des autres ont une valeur de « lien » intermédiaire et les petites tâches de forêt isolées ainsi que les larges zones sans forêt ont une valeur de « lien » faible ou

égale à zéro. Ils montrent ainsi que les densités de populations d'*Apis mellifera* sauvages sont fortement, positivement corrélées à la fois à la quantité d'habitats forestiers mais également à la valeur de « lien » de ces habitats à l'échelle 300m.

Hendrickx *et al.* (2007) ont également utilisé un indice de proximité des habitats semi-naturels pour expliquer la présence de plusieurs groupes d'arthropodes, dont les abeilles, dans le paysage. Ainsi un indice fort de proximité fait référence à de grandes tâches d'habitat qui sont proche les unes des autres. Là encore l'indice de proximité affecte positivement les populations d'abeilles sauvages.

Ces études, qui traitent de manière indirecte les capacités de mouvement des abeilles, qualifient le paysage de manière binaire. Il y a les tâches d'habitats favorables aux abeilles et à leurs déplacements et les tâches d'habitats plus ou moins hostiles aux abeilles et à leurs déplacements. Or on sait aujourd'hui que les espèces perçoivent de manière bien plus complexe le paysage (Fahrig *et al.* 2011). Ainsi, l'hétérogénéité des habitats semi-naturels est également un facteur important à prendre en compte car leurs propriétés et donc leur attractivité varient pendant la saison. Carré *et al.* (2009) qui n'ont pas observé d'effet de la densité des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages, ont montré en revanche que la diversité des abeilles était positivement associée à la densité de forêts feuillues et insistent pour que les études différencient le type de milieu naturel périphérique.

De même l'hétérogénéité de la matrice « hostile » doit être prise en considération. Lander *et al.* (2011) ont montré par la cartographie de tous les arbres d'une espèce forestière dans une population et une analyse génétique de leur paternité qu'ils pouvaient suivre les événements de pollinisation entre ces arbres (figure 30). L'une des approches intéressantes de leurs travaux est qu'ils ont pu ainsi définir une « perméabilité » de la matrice paysagère aux déplacements des pollinisateurs. L'une des découvertes, non-intuitives de leurs travaux, est que pour une distance inter-arbre donnée, deux arbres qui poussent dans la forêt native avaient plus de chance de se reproduire lorsqu'ils étaient séparés par une plantation de pin (habitat considéré comme hostile aux pollinisateurs) que deux arbres séparés par une matrice agricole (habitat considéré plutôt attractif aux pollinisateurs), alors que deux arbres séparés par une coupe à blanc (habitat considéré comme étant le plus hostile ici) ont moins de chance de se reproduire comme présumé. Ces résultats sont contradictoires avec la pensée générale qui veut que les habitats hostiles jouent le rôle de barrière aux déplacements alors que les habitats attractifs les favorisent (Kremen *et al.* 2007).

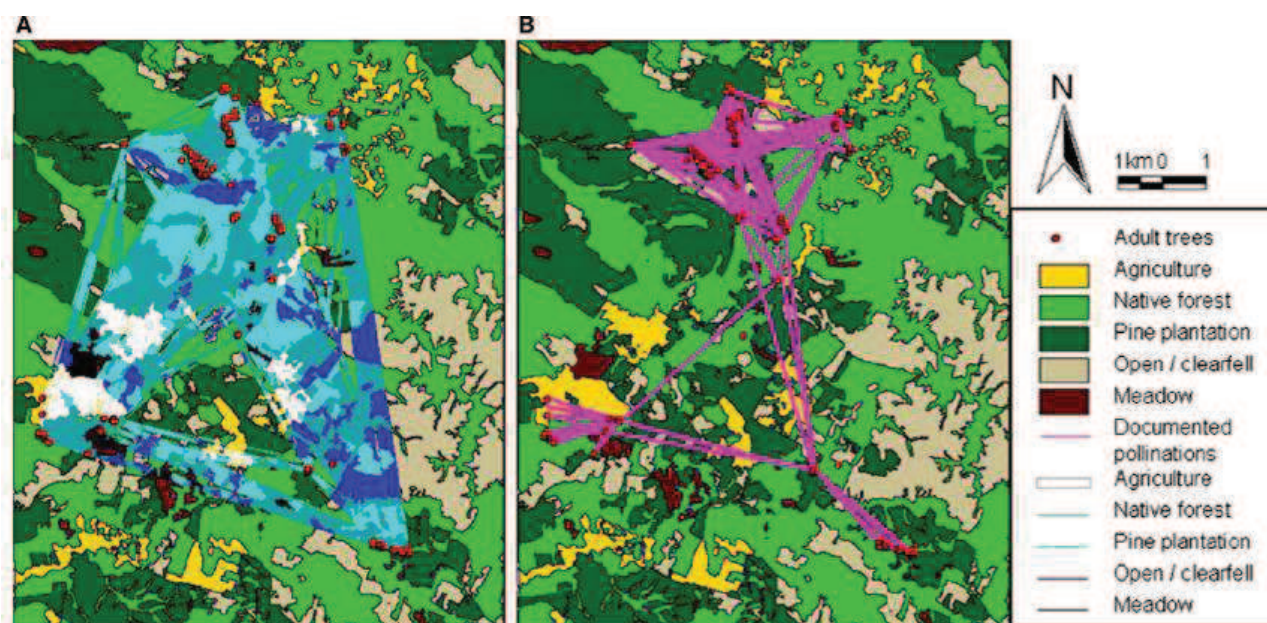


Figure 30 : Carte d'utilisation des terres et des mouvements de pollen sur l'aire d'étude à Maule au Chili. (A) Localisation de 443 adultes de l'arbre *Gomortega keule* (points rouges) et toutes les connections possibles entre les arbres, présentées de différentes couleurs en fonction de l'habitat à traverser (différents bleus, noir et blanc) (Lander *et al.* 2011)

Alors pourquoi un habitat favorable serait un obstacle à la pollinisation ? Lander *et al.* (2011) propose un nouveau mécanisme qu'ils ont appelé le « Principe de Circé », bien illustré par Bartomeus et Winfree (2011) sur la figure 31.

Le schéma A illustre ce que nous avons mentionné plus haut, c'est-à-dire la prépondérance de l'approche paysagère de manière binaire basée sur l'opposition habitat favorable versus matrice hostile. Cette représentation repose sur la théorie de la biogéographie des îles où la matrice ne fournit pas de ressources. Ici les mouvements des pollinisateurs sont les plus importants au sein des « îles habitats ». Le schéma B montrent toujours les deux « îles habitats » mais cette fois elles sont plus ou moins connectées en fonction des caractéristiques de la matrice qui les sépare. Lorsqu'elle est favorable, la matrice favorise les déplacements (flèche épaisse) et lorsqu'elle est hostile, la matrice est une barrière aux déplacements (flèche fine). Enfin, le schéma C illustre le « principe de Circé ». Dans leur étude, l'habitat favorable aux déplacements, qu'est la matrice agricole, a en fait « distrait » les pollinisateurs, qui finalement ne parviennent jamais à déposer le pollen sur l'arbre, comme Ulysse sur l'île de Circé, empêchant son retour auprès de Pénélope. En effet, selon la théorie de l'approvisionnement optimal (Mac Arthur et Pianka, 1966) déjà mentionnée plus haut, il est logique que les pollinisateurs restent dans la matrice agricole s'ils y trouvent les ressources florales dont ils ont besoin plutôt que d'aller les chercher plus loin, notamment sur les arbres.

L'habitat « hostile » qu'est la plantation de pin, favorise quant à elle les déplacements des pollinisateurs et donc les échanges de pollen entre les arbres d'une part car il y a toujours présence d'un couvert forestier, (contrairement aux coupe-à-blanc) et d'autre part car les pollinisateurs n'y trouvent pas de ressources florales alternatives qui pourraient les « distraire ». Finalement, ils expliquent que l'habitat ouvert que sont les coupes à blanc crée une rupture franche dans le paysage, qui en font de vraies barrières aux déplacements des pollinisateurs comme cela a déjà été décrit pour les syrphes ou les papillons. Cette étude illustre bien un cas de conflit d'intérêt entre les plantes et les pollinisateurs.

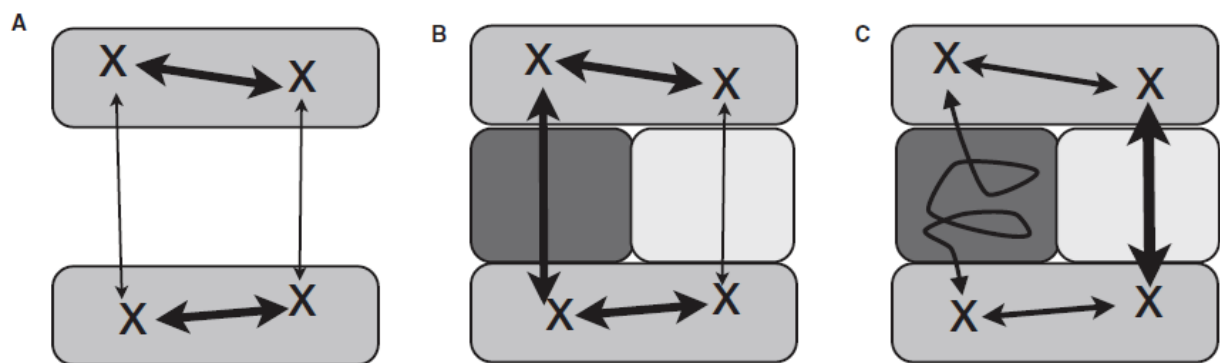


Figure 31 : Pollinisation dans des habitats fragmentés. Représentation schématique des mouvements de pollinisateurs (flèches) entre les plantes (x) à travers différents habitats (rectangles gris). Plus les flèches sont épaisses, plus la probabilité de mouvement des pollinisateurs entre deux plantes est grande. Plus les rectangles sont foncés plus les habitats offrent des ressources florales aux pollinisateurs, leur attractivité augmente donc. (A) approche paysagère de manière binaire basée sur l'opposition habitat favorable versus matrice hostile ; (B) scénario dans lequel différentes matrices présentent différents niveaux de perméabilité aux mouvements des pollinisateurs, avec la matrice la plus attractive étant la plus perméable ; (C) scénario du principe de Circé dans lequel la matrice la plus attractive peut « distraire » les pollinisateurs alors que la moins attractive peut augmenter la connectivité entre les habitats (Bartomeus et Winfree 2011).

Enfin, pour en revenir à de la biologie des espèces, plusieurs études ont montré des réponses contrastées de différents taxons ou groupe d'abeilles à la distance aux milieux semi-naturels (Brosi *et al.* 2007, Bailey *et al.* 2014) ou à la proportion d'habitats semi-naturels (Steffan-Dewenter *et al.* 2002, Greenleaf and Kremen 2006a, Klein *et al.* 2012) reflétant très probablement des capacités de dispersion ou des traits d'histoire de vie différents.

Pour conclure, il semble que ce soit l'hétérogénéité paysagère dans son ensemble, à la fois en termes de composition et de configuration, à différentes échelles, spatiales et temporelles, qu'il faudrait être capable de prendre en considération pour expliquer la présence des abeilles dans les paysages étudiés.

V.4. Impact mitigé des cultures entomophiles

Après avoir vu les effets des habitats semi-naturels et de la matrice paysagère sur la présence ou non des pollinisateurs et leurs déplacements, nous nous intéresserons à présent à l'effet des cultures entomophiles sur les pollinisateurs, notamment leur capacité à fournir des ressources florales mais également des sites de nidification.

Les paysages agricoles se définissent comme étant une mosaïque plus ou moins fine de tâches d'habitats favorables ou défavorables à la biodiversité. Les tâches d'habitats semi-naturels sont considérés comme bénéfiques (voir § précédent) alors que les parcelles agricoles sont plus souvent perçues comme défavorables en raison de l'intensification agricole initiée après la seconde guerre mondiale (Meeus 1993). En effet, elle a conduit à l'utilisation massive de pesticides et d'engrais de synthèse, entraînant (i) un raccourcissement des rotations avec d'une part la disparition du « repos parcellaire » et des « têtes de rotation » comme les légumineuses et (ii) une homogénéisation de la flore des bords de parcelles et une disparition des adventices. Elle a également vu naître la mécanisation de l'agriculture qui s'est accompagnée de l'augmentation de la taille et spécialisation des parcelles, du labour profond des parcelles et d'une manière générale, a conduit à une simplification des paysages agricoles (Tscharntke *et al.* 2005a).

Pourtant dans cette matrice agricole plutôt défavorable, les cultures entomophiles peuvent représenter une ressource florale abondante pour les abeilles à certains moments de l'année et dans certains cas, abriter des ressources florales alternatives en dehors de la floraison de la culture et servir de sites de nidification. Billeter *et al.* (2008) montrent que la richesse spécifique des abeilles est positivement corrélée à la diversité des habitats semi-naturels et à la diversité totale des cultures dans 25 paysages agricoles de 4km² répartis dans 7 pays européens. Ce résultat peut révéler un effet complémentaire et positif des habitats semi-naturels et des parcelles cultivées pour les abeilles.

V.4.1. Effets de ces abondantes ressources florales sur les abeilles

Plusieurs études se sont intéressées spécifiquement à l'impact de la floraison massive que fournissent les cultures entomophiles à un moment de l'année, sur les populations d'abeilles sauvages. En Allemagne, Westphal *et al.* (2003) ont montré que l'abondance des bourdons

présents en juillet sur des carrés de phacélie est positivement associée à la proportion de cultures entomophiles (colza majoritairement) dans les paysages environnants. Ils montrent que l'échelle de réponse des différentes espèces varie en fonction de la taille des ouvrières et de la colonie (Westphal 2006a). Les travaux d'Herrmann *et al.* (2007) et de Riedinger *et al.* (2014) confirment ces résultats puisqu'ils montrent que les colonies de *Bombus pascuorum* dans 13 paysages agricoles en Allemagne et les densités de bourdons dans 16 champs de tournesol en Allemagne, respectivement, sont plus importantes dans les paysages où les proportions de colza sont les plus importantes. Une étude de Westphal *et al.* en 2009 montre quant à elle que la proportion de colza n'a pas d'effet sur les individus reproducteurs de bourdons (reines et mâles) qui émergent seulement après la floraison du colza, n'entraînant donc pas une augmentation potentielle du nombre de colonies l'année suivante. Ces études montrent que le colza jouerait un rôle positif sur la croissance des colonies au tout début du printemps, au moment de leur implantation, expliquant que l'abondance des bourdons en juillet soit corrélée à la quantité de colza qui a fleuri 3 mois auparavant, mais qu'en revanche cette culture n'a pas d'impact sur les colonies l'année suivante.

Certaines études se sont intéressées à la complémentarité des cultures entomophiles et des habitats semi-naturels sur les populations d'abeilles. Sur 67 sites d'étude, Holzschuh *et al.* (2013) ont évalués les interactions entre les champs de colza et les prairies semi-naturelles à différentes échelles spatiales et leurs effets sur le nombre de cellules de couvain produit par *Osmia bicornis*. Ils ont observé que la probabilité que les nids artificiels installés dans les parcelles de colza soient colonisés est passée de 12 à 59% lorsque les parcelles se situaient à proximité des prairies, comparée à des parcelles en colza isolée. Dans les prairies, ils ont également observé que le nombre de cellules de couvain d'*Osmia bicornis* retrouvées dans les nids artificiels était 55% plus élevé dans les prairies adjacentes au colza comparé à celles isolées (figure 32). De plus, le pourcentage de pollen de colza retrouvé dans les cellules était plus important dans les nids se situant dans le colza ou les prairies adjacentes au colza. Enfin, à la fois dans les colzas et les prairies, le pourcentage de pollen de colza retrouvé dans la nourriture des larves était positivement corrélé avec le nombre de cellules de couvain.

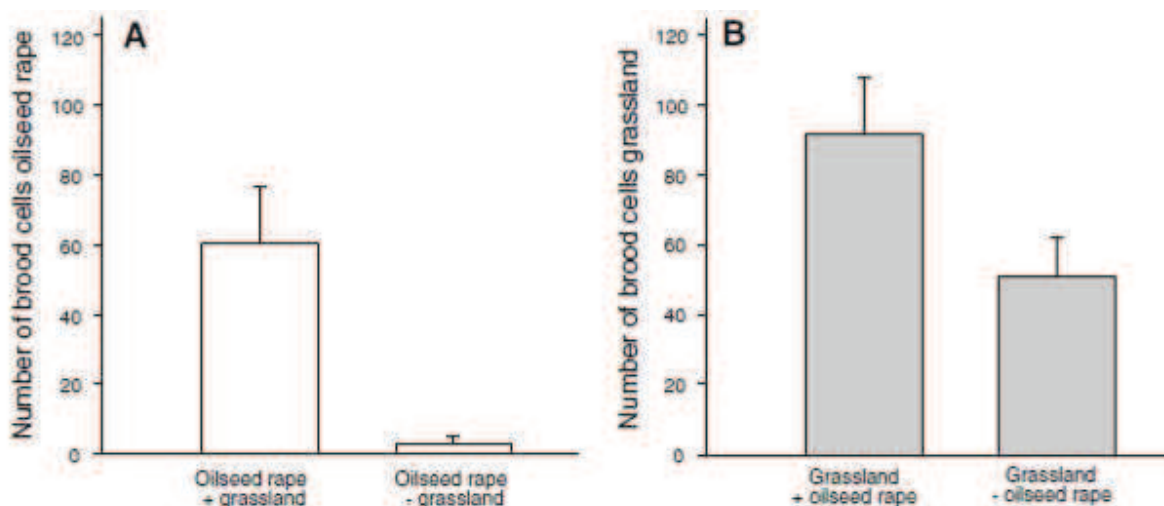


Figure 32 : Nombre moyen (+/- écart type) de cellules de couvain d'*Osmia bicornis* trouvées dans les nids pièges installés dans (A) les champs de colza adjacents à des prairies (n=17) ou isolés (n=17, modèle avec données en présence absence) et dans (B) les prairies adjacents à des champs de colza (n=17) ou isolés (n=16, modèle avec nombre de cellules de couvain) (Holzschuh *et al.* 2013)

Dans 12 paysages en Allemagne, Jauker *et al.* (2012) ont observés eux, que le nombre de jeunes d'*Osmia rufa* émergeant l'année suivante, qui ont été produits pendant la floraison du colza, est positivement corrélé avec la proportion de colza et la proportion d'habitats semi-naturels mais que ceux, produits après la floraison du colza sont uniquement positivement corrélés avec la proportion d'habitats semi-naturels. De plus, d'après les analyses polliniques effectuées, il apparait que cette espèce utilise peu le pollen du colza pour nourrir ses larves mais qu'elle recherche préférentiellement du pollen de plantes présentes dans les habitats semi-naturels. Apparemment l'adulte utiliserait cette culture principalement pour ses besoins énergétiques en nectar. Plus récemment, dans 16 champs de tournesol en Allemagne, les plus fortes densités de bourdons sont atteintes dans les paysages qui combinent des couvertures relatives élevées de colza et des habitats semi-naturels (Riedinger *et al.* 2014).

Ces études viennent appuyer d'une part un effet positif des cultures entomophiles déjà mentionné plus haut et d'autre part un effet complémentaire et positif des habitats semi-naturels et des parcelles cultivées pour les abeilles comme dans Billeter *et al.* (2008). Cependant, à l'échelle paysagère, les bénéfices supposés du colza sur les abeilles sont variables en fonction de l'espèce et du contexte paysager. Des espèces longévives, dont le cycle de reproduction s'étend sur plusieurs mois avec apparition des individus reproducteurs en fin de cycle comme les bourdons, ont besoin d'une quantité importante de ressources alternatives lorsque le colza est hors fleurs pour assurer leur pérennité l'année suivante (Westphal *et al.*

2009). En revanche, des espèces à cycle de reproduction court comme certaines osmies peuvent profiter presque essentiellement de la floraison de la culture pour assurer leur pérennité l'année suivante si elles trouvent des sites de nidification appropriés à proximité (Jauker *et al.* 2012).

V.4.2. Effets de ces abondantes ressources florales sur la pollinisation

En plus de s'intéresser aux conséquences de ces cultures sur la fitness des individus et sur la dynamique des populations qui en découlent, d'autres auteurs se sont penchés sur les interactions entre espèces et les services écosystémiques à la fois dans les parcelles cultivées et dans les habitats semi-naturels. Par exemple, Holzschuh *et al.* (2011) montrent que l'abondance des bourdons dans des prairies en Allemagne, diminue avec l'augmentation de la proportion de colza dans le paysage en raison d'un effet de dilution des bourdons sur les ressources entrainant une fitness réduite d'une fleur sauvage de ces prairies, *Primula veris* (figure 33).

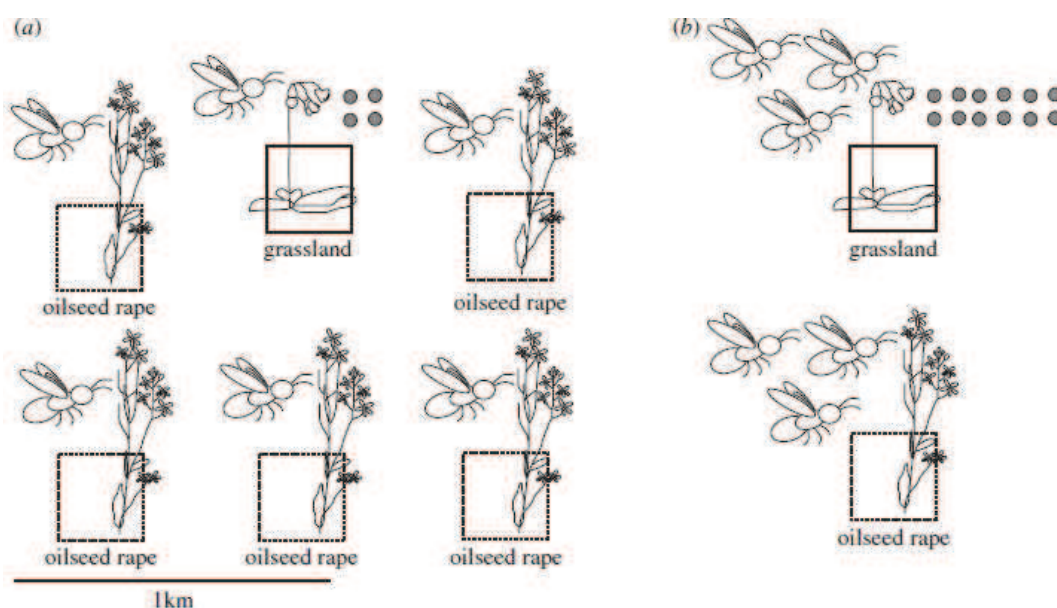


Figure 33 : Dilution des abeilles à l'échelle paysagère dans le colza et ses conséquences sur l'abondance des pollinisateurs et la production de graines. Le nombre de points gris indique le nombre de graines produites par une plante de prairie. (a) dans un paysage où le colza est abondant on s'attend à une dilution des pollinisateurs sur l'abondante ressource entrainant une faible reproduction des plantes de la prairie. (b) dans un paysage où le colza est peu abondant, les pollinisateurs se concentrent sur les ressources présentes entrainant une meilleure reproduction des plantes de la prairie. Les effets sur la production du colza ne sont pas indiqués car ils n'ont pas été étudiés (Holzschuh *et al.* 2011).

En effet, lorsqu'une ressource devient abondante dans le paysage (ici le colza), la population de pollinisateurs se répartit à faible densité sur l'ensemble de l'espace disponible, ce qui peut se

traduire par une réduction de la taille des populations locales observées (Holzschuh *et al.* 2010) et donc un service de pollinisation moindre sur l'ensemble de la ressource. Inversement, lorsqu'une ressource est rare ou le devient, comme la ressource florale, la population s'y concentre (Tscharntke *et al.* 2012) pouvant entraîner une meilleure pollinisation des plantes en présence.

Sur 19 prairies dont le contexte paysager variait en fonction de la quantité de colza, Holzschuh *et al.* (2011) ont donc mesuré la production de graine de *Primula veris*, dont la floraison a généralement lieu pendant la période de floraison du colza. Cette plante est strictement auto-incompatible et nécessite donc une pollinisation croisée entre deux plants. Les abeilles à langues longues sont les seules à assurer une pollinisation optimale de cette fleur à corolle profonde. Dans les prairies, des plants ont été choisis aléatoirement et marqués. En juillet les graines de ces plants ont été récoltées et séchées en laboratoire. Le nombre de graines par plant a été compté et le poids des graines mesurés. Le nombre de graines par fruit et leurs poids diminuent avec l'augmentation de la surface en colza (figure 33).

Cet exemple illustre bien le phénomène de « distorsion » des interactions plantes pollinisateurs liée à la présence d'une culture entomophile. Lorsqu'il y a floraison simultanée du colza et de *Primula veris* (dans cet exemple) on s'attend à un effet négatif sur la reproduction de cette dernière (Holzschuh *et al.* 2011) dû à un effet de dilution des pollinisateurs. Par contre, si la floraison de *Primula veris* est légèrement décalée de celle du colza, on peut s'attendre à un effet positif sur sa reproduction si les pollinisateurs, ici les bourdons, ont vu leurs colonies grossir pendant la floraison de la culture et que les individus se reportent massivement et se concentrent sur les plantes sauvages à la fin de sa floraison (Blitzer 2012).

En effet, Rand *et al.* (2006) ont émis l'hypothèse que les ressources présentes dans un habitat peuvent favoriser le développement des organismes, les rendant donc plus efficaces dans le second habitat. Ainsi, le mouvement des bourdons de la prairie à la culture est bénéfique dans un premier temps au colza, puis le mouvement dans un second temps qui a lieu de la culture vers la prairie est bénéfique aux plantes de la prairie (concept de « spillover » déjà évoqué plus haut) (figure 34).

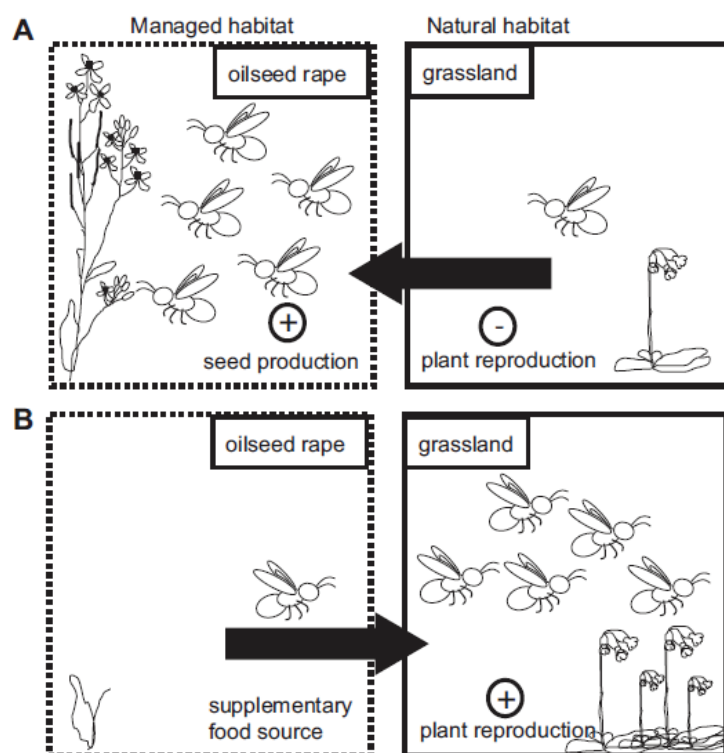


Figure 34 : (A) Mouvement des pollinisateurs depuis les habitats semi naturels jusqu'aux champs de colza lors de sa floraison, (B) mouvement des pollinisateurs dans le sens inverse après la floraison du colza et conséquences sur la reproduction des plantes des deux habitats (Blitzer 2012).

Cependant, le colza ne favorise peut-être pas toutes les espèces de bourdons. Diekötter *et al.* (2010) ont noté le nombre de visites de bourdons sur une parcelle de trèfle à corolle longue (*Trifolium pratense*) dans 12 contextes paysagers en Allemagne qui différaient par la quantité de colza cultivée. Ils montraient que la quantité de bourdons à langue longue visitant le trèfle diminuait avec l'augmentation des densités de colza dans le paysage. A l'inverse, la quantité de bourdons à langue courte visitant le trèfle augmentait avec les densités de colza dans le paysage. Les bourdons à langue courte sont en fait favorisés par la culture du colza qui a lieu avant celle du trèfle et leurs colonies se développent sur cette ressource. Une fois que le colza est terminé il faut que les ouvrières se reportent sur d'autres ressources comme le trèfle. Par leur nombre elles entrent en compétition avec les bourdons à langue longue, spécialisés dans l'utilisation des fleurs à corolle profonde. De plus, les bourdons à langue courte trouvent une parade pour dérober le nectar inaccessible de ces fleurs trop profondes en perçant la base de la corolle avec leurs mandibules. Ainsi, ces espèces ne participent pas à la pollinisation de la plante. L'augmentation disproportionnée des espèces à langue courte dans cet exemple peut en effet satisfaire les besoins de l'agriculture dans un premier temps mais également menacer des espèces plus spécialisées et leurs fonctions à long terme.

V.4.3. Les cultures entomophiles abritent aussi des ressources florales alternatives et des sites de nidifications ?

Enfin, on peut regarder les capacités de ces cultures à fournir des ressources florales alternatives et des sites de nidifications. Pour cela, il faut distinguer deux types de cultures : les cultures pérennes et les cultures annuelles, qui d'une manière générale, en gestion conventionnelle, présentent différentes possibilités sur ces deux points. Elles sont résumées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Quelques caractéristiques qui différencient une culture annuelle (exemple colza) d'une culture pérenne (exemple verger) du point de vue des abeilles.

	Culture annuelle (exemple : colza)	Culture pérenne (exemple : verger)
Ressources florale alternative hors floraison de la culture	(-) Absence de strate fleurie sous la culture car traitement parcelle et labour	(+) présence possible d'une strate pérenne au sol car pas de labour
Sites de nidification	(-) car labour	(+) car pas de labour ; dans le cas de verger, présence d'une strate arborée avec possibilité de cavités

A priori, les cultures pérennes subissent moins de perturbations mécaniques que les cultures annuelles où le sol est labouré chaque année. Elles peuvent donc abriter les sites de nidification des abeilles terricoles et dans le cas de verger on peut s'interroger sur leur capacité à fournir de petites cavités pour les abeilles cavicoles du type Osmie. De plus, ces cultures peuvent présenter une strate herbacée diversifiée où les abeilles peuvent trouver des ressources florales alternatives hors de la floraison de la culture. Nous avons testé l'effet de ces deux types de cultures, verger versus colza (pérenne versus annuelle) sur les abeilles circulantes. Nous présentons nos résultats dans le paragraphe VI de cette thèse.

V.4.3.1. Synergies ou compétition florales pour les pollinisateurs ?

Les études qui se sont intéressées à la capacité des cultures à fournir des ressources florales alternatives pendant et hors floraison de ces dernières sont peu nombreuses. Pourtant les espèces ont besoin de trouver en abondance, diversité et continuité les ressources florales dont elles ont besoin pour couvrir l'ensemble de leur période d'activité. Elles peuvent les trouver

dans les habitats semi-naturels (Rollin *et al.* 2013) mais qu'en est-il des parcelles agricoles ? Les adventices sont souvent perçues par les agriculteurs comme des compétiteurs pour l'eau, les nutriments et la pollinisation. Or Carvalho *et al.* (2011) ont montré que leur présence au sein des cultures de tournesol en Afrique du Sud, entraîne une succession d'effets bénéfiques à la fois pour les apoïdes et les rendements. Elles atténuent les effets négatifs d'éloignement des parcelles de tournesol aux habitats semi-naturels en rendant les parcelles plus attractives et en formant des îlots de ressources continus entraînant l'établissement des pollinisateurs au sein des parcelles. En effet, les auteurs observent deux fois plus de nids de terrioles dans les parcelles où les adventices sont abondantes. Cette présence accrue de pollinisateurs au sein des parcelles entraîne elle-même une augmentation des interactions entre *Apis mellifera* et d'autres espèces sur les tournesols, ce qui conduit *Apis mellifera* à bouger davantage entre les fleurs, augmentant ainsi les fécondations croisées et donc les meilleurs rendements observés. Holzschuh *et al.* (2012) se sont également intéressés aux adventices dans des vergers de cerisiers en Allemagne et ont testé l'hypothèse selon laquelle la présence de fleurs au pied des arbres pourrait réduire les rendements des cerisiers du fait d'une compétition pour la pollinisation entre adventices et cerisiers. Ils montrent que les densités d'abeilles sauvages trouvées sur les transects au pied des arbres augmentent avec la couverture fleurie mais que cela n'a pas d'impact sur les visites des fleurs de cerisiers par les abeilles sauvages ou par *Apis mellifera* ni sur les rendements.

Les résultats de ces études montrent que permettre, au moins dans une certaine mesure (qu'il reste à définir), la présence d'adventices au sein des cultures, peut jouer un rôle positif sur les rendements en facilitant et favorisant la présence des pollinisateurs dans la culture et dans tous les cas apporter des ressources florales supplémentaires indispensables au maintien des populations de pollinisateurs.

V.4.3.2. Nidification dans les cultures

Enfin, intéressons-nous aux études qui ont mesuré les capacités des parcelles agricoles à fournir des sites de nidification. Elles sont, elles aussi, peu nombreuses. On peut citer Kim *et al.* (2006) qui ont mesuré la densité de nids d'abeilles terrioles dans des parcelles de tournesol en Californie grâce à la mise en place de tente à émergence au sein des parcelles et en bordure, à la tombée de la nuit, quand les abeilles sont retournées à leurs nids. Les abeilles étaient

récoltées le lendemain matin. Ils ont montré que la densité des nids était globalement plus élevée en bordure des parcelles qu'au centre et que l'abondance et la richesse des communautés nidifiantes étaient plus importantes lorsque les parcelles étaient plus proches d'habitats semi-naturels que celles éloignées. D'autre part, la variabilité d'abondance des abeilles nidifiantes était plus faible dans les parcelles proches des habitats semi-naturels comparée à celles éloignées. En Irlande, Stanley et Stout (2013), en comptant les reines de bourdons cherchant activement des sites de nidification, ont aussi montré que les bourdons nidifient exclusivement dans les bordures de parcelles et pas au centre des parcelles, révélant que dans des paysages agricoles intensifs, les bords de parcelles sont peut-être les seuls habitats à offrir cette ressource. En revanche, Julier et Roulston (2009), en mesurant les densités de nid de *Peponapis pruinosa* dans des cultures de courges aux Etats Unis, grâce à des tentes à émergence, ont montré que cette espèce qui est le principal pollinisateur de courge nidifie de préférence dans les parcelles plutôt que sur les bordures.

D'autres études ont mesuré de manière indirecte la capacité des parcelles agricoles à fournir des sites de nidification en testant différentes variables comme l'effet du labour ou de l'irrigation sur les communautés d'abeilles observées dans les parcelles. Par exemple, aux Etats-Unis, Shuler *et al.* (2005) montrent que *Peponapis pruinosa*, était 3 fois plus abondante dans les fermes qui pratiquent le non labour que dans celles où les parcelles sont labourées. Mais Julier et Roulston (2009), en réalisant leur étude dans la même région, ne trouvent pas d'effet du labour sur cette espèce mais un effet positif de l'irrigation.

Enfin d'autres études ont mesuré la durabilité ou le degré de colonisation de sites de nidification artificiels installés dans les parcelles. Au Canada, Sheffield *et al.* (2008) ont installé des nids artificiels dans 3 types de vergers de pommier distincts par l'intensité de leur gestion et dans des habitats semi-naturels pendant trois années. Ils n'observent pas de différences de richesse spécifique entre les 4 habitats mais attribuent une faible richesse spécifique dans les habitats semi-naturels à une compétition avec les cavités naturelles. Une étude complémentaire sur ces sites, réalisée en 2006, avait montré que plusieurs autres espèces étaient présentes dans ces habitats et qu'elles utilisaient potentiellement les cavités naturelles présentes dans les habitats semi-naturels. En revanche, ils observent, que la « fécondité » observée, mesurée par le nombre d'individus produits par tube, était plus importante dans les habitats semi-naturels que dans n'importe quel autre type de verger.

Les résultats de l'ensemble de ces études suggèrent qu'une imbrication fine des habitats semi-naturels et des cultures entomophiles dans les agrosystèmes permet le maintien durable des populations d'abeilles et de leur service même dans des systèmes intensifs. Le voisinage des habitats semi-naturels rend les agrosystèmes plus résilients face aux changements culturels et à la rotation des cultures.

V.5. Habitats semi-naturels et parcelles cultivées : impact sur les pollinisateurs et la pollinisation à l'échelle du continent européen

Dans la nouvelle stratégie Européenne pour la biodiversité, l'objectif 2 prévoit de maintenir et restaurer les écosystèmes et leurs services. Pour ce faire plusieurs actions doivent être mises en place. Il est notamment demandé aux Etats membres de cartographier et évaluer l'état des écosystèmes et leurs services d'ici 2014, soit maintenant; d'évaluer la valeur économique de ces services ; et de promouvoir l'intégration de ces valeurs dans les systèmes de comptabilité et d'information au niveau européen et national d'ici 2020.

Dans ce cadre, plusieurs études ont cherché à cartographier le service de pollinisation au niveau Européen. En 2013, Zulian *et al.* présentent une manière de cartographier et d'estimer l'importance relative de la pollinisation pour les cultures en Europe. Pour ce faire, ils ont utilisé la méthode de Lonsdorf *et al.* (2009) qui se focalise sur les abeilles uniquement.

Leur modèle permet de prendre en considération la capacité des parcelles à contenir des sites de nidification et des ressources florales ce qui produit un index d'abondance relative supposée de pollinisateurs des habitats sources. Une fois que les indices d'abondance en pollinisateurs de ces habitats sources sont calculés, le modèle prédit des abondances relatives de pollinisateurs dans les cultures qui ont besoin de pollinisateurs pour assurer de bons rendements en prenant en considération les capacités de dispersion des abeilles. Basé sur différents travaux ils ont considéré une distance de dispersion de 200m, ce qui correspond à un modèle de dispersion des abeilles solitaires. Afin d'utiliser ce modèle au niveau Européen, ce modèle a été adapté sur 4 points essentiels :

- (i) d'autres données ont été utilisées pour modéliser la capacité des parcelles à contenir des sites de nidification ou des ressources florales ;
- (ii) le recouvrement parcellaire est basé sur le modèle CAPRI (Britz *et al.* 2008) pour les espaces en culture et sur les données issues de CORINE Land Cover 2000 pour les autres

espaces mais une série d'autres cartographies est utilisée pour affiner la résolution du recouvrement parcellaire;

- (iii) un nouveau module a été rajouté au modèle de base qui permet d'estimer l'activité des abeilles en fonction de la température ou de l'éclairement puisque les abeilles sont inactives lorsque les températures ou l'éclairement passent en dessous d'un certain seuil (Corbet, 1993);
- (iv) les espaces où les pollinisateurs ne peuvent pas être présents ont été exclus (ex: surface en eau).

La première carte issue de leurs travaux reflète le potentiel de pollinisation relatif (RPP) des parcelles (figure 35). Elle inclut les potentialités relatives des parcelles à fournir des sites de nidification, des ressources florales et l'activité relative des abeilles résultant des variations climatiques. Le RPP varie entre 0 et 1 où 0 signifie qu'il n'y a pas de pollinisateurs sur ces surfaces et 1 réfère à une capacité maximale des parcelles à fournir le service de pollinisation. Les surfaces avec un faible RPP correspondent à de grandes zones agricoles où les cultures principales sont des céréales, elles sont donc considérées comme étant peu propices à offrir des sites de nidification aux abeilles et des ressources florales.

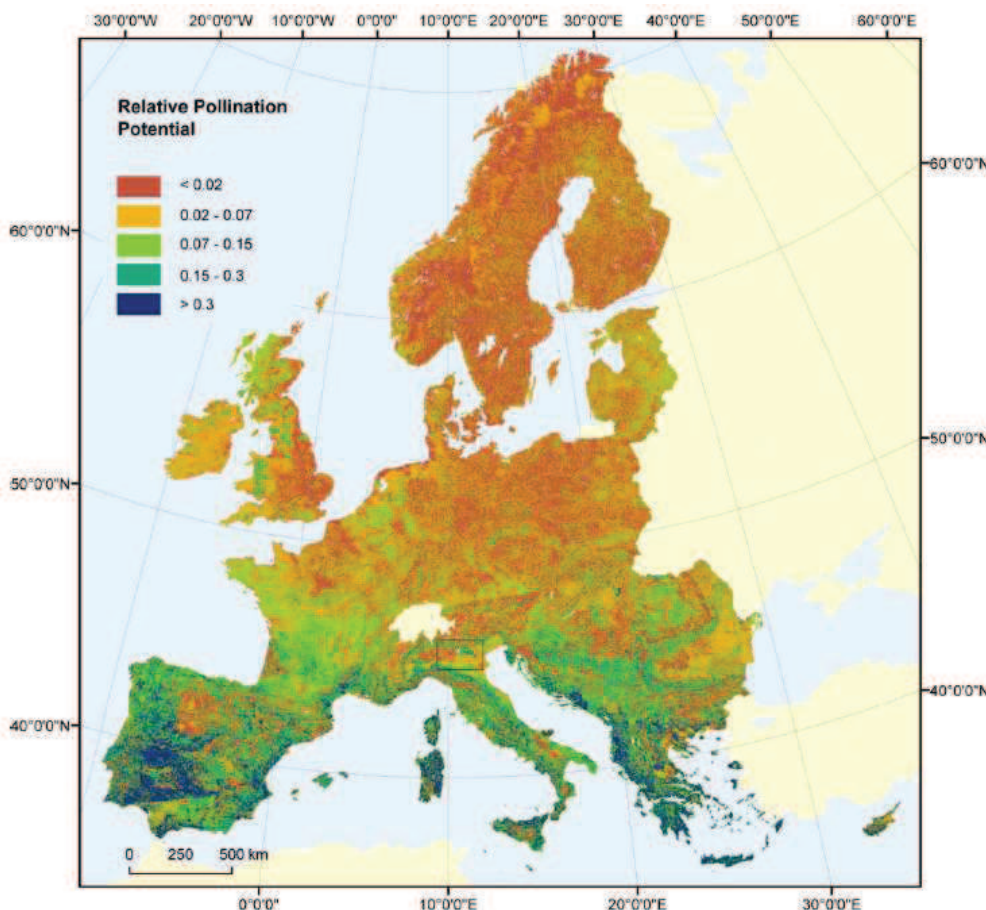


Figure 35: Potentiel de pollinisation relatif (RPP). RPP estime la capacité des territoires à fournir le service de pollinisation assuré par des pollinisateurs à faible capacité de vol (Zulian *et al.* 2013).

Ils ont utilisé ensuite la méthode de Gallai *et al.* (2009) pour calculer une valeur de déficit de production, qui correspond à une réduction de la production en l'absence de pollinisation animale tout en considérant le niveau de dépendance de chaque culture à la pollinisation animale. Leur formule est la suivante :

$$CPD = \frac{\sum_{HSMU} \sum_{j=1}^n (DP_j \times HY_j \times RPP_j)}{\sum_{HSMU} \sum_{j=1}^n (HY_j)} \times 100$$

Où le déficit de production (CPD) représente la part du rendement des cultures attribué à la pollinisation des insectes, DP_j est la dépendance (en %) de la culture j à la pollinisation par les insectes, HY_j est la production totale (en tonne par an), pour les cultures dépendantes des insectes, de la culture j (sur chaque unité de surface $HSMU = 1 \text{ km}^2$) et RPP_j est le potentiel relatif moyen de pollinisation de chaque unité de surface (HSMU).

Ce calcul a également été refait assumant que RPP_j (potentiel relatif moyen de pollinisation de chaque unité de surface) est égal à 1 (potentiel maximal) pour permettre des comparaisons entre leurs résultats et d'autres qui ont précédés où le potentiel de pollinisation qu'offre le paysage n'était pas pris en compte.

Le tableau 3 ci-après présente, pour 28 états où le calcul était possible, le % de déficit de production estimé en utilisant soit le modèle CAPRI soit les données issues d'Eurostat. Au niveau Européen, le manque de pollinisateur réduirait de 25.1% la production totale des cultures dépendantes de la pollinisation animale si on utilise le modèle CAPRI ou de 32.6% si on se base sur les données d'Eurostat ($RPP \text{ maximal} = 1$). Le déficit décroît à 2.46% si on prend en considération le potentiel relatif moyen de pollinisation de chaque unité de surface (RPP qui varie entre 0 et 1 et qui est présenté sur la figure 35).

Tableau 3 : déficit de production (CPD, %) estimé en utilisant un potentiel de pollinisation relatif maximal (RPP=1) ou en utilisant un RPP défini par la figure 35. Les données utilisées datent de 2004. Le modèles CAPRI ne permet pas de calcul pour la Croatie, Malte et Chypre (Zulian *et al.* 2013).

Country	CPD (%) (RPP = 1)	CPD (%) (RPP = 1)	CPD (%) (RPP)
	Source: EUROSTAT	Source: CAPRI	Source: CAPRI
Austria	47.7	45.0	3.83
Belgium	26.6	39.7	3.26
Bulgaria	30.8	23.4	1.78
Croatia	45.7		
Cyprus	23.9		
Czech Republic	28.8	27.4	1.29
Denmark	26.0	25.1	0.79
Estonia	26.0	24.2	1.15
Finland	34.1	20.9	0.71
France	32.3	29.1	2.82
Germany	30.7	29.3	1.28
Greece	34.8	20.1	4.11
Hungary	40.9	35.4	2.44
Ireland	8.7	29.3	1.11
Italy	30.7	23.9	2.95
Latvia	46.2	36.0	1.91
Lithuania	25.8	27.9	1.04
Luxembourg	36.8	51.4	5.14
Malta	43.6		
Netherlands	32.5	32.3	2.71
Poland	45.3	45.0	2.09
Portugal	21.1	7.5	2.16
Romania	46.8	31.3	3.6
Slovakia	26.4	26.8	1.79
Slovenia	57.9	57.0	6.86
Spain	27.9	8.4	1.67
Sweden	28.9	26.8	0.78
United Kingdom	22.4	21.5	0.69
European Union	32.6	25.1	2.46

Toujours dans le but de quantifier et de cartographier les services écosystémiques, Schulp *et al.* (2014) ont réalisé une étude permettant de connaître à la fois la demande et « l'offre » en termes de pollinisation à l'échelle européenne (figure 36). Ils ont sélectionné 8 cultures dépendantes de la pollinisation animale comme mentionné dans Klein *et al.* (2007) et Gallai *et al.* (2009). Ils ont calculé que ces cultures couvrent 15% de la production agricole européenne et qu'elles génèrent 31% des revenus de la production agricole. En utilisant une cartographie des types de culture, le % des cultures cibles sur des carrés de 1km² a été calculé et sommé à l'échelle européenne. Puis, ils ont calculé une somme pondérée des zones de cultures dépendant des pollinisateurs en utilisant les niveaux de dépendance de ces cultures aux pollinisateurs comme distingué par Klein *et al.* (2007). De cette carte, des zones où les pollinisateurs sont particulièrement importants ont été mises en évidence. De la même manière, afin de connaître « l'offre » en pollinisateurs, les habitats propices aux abeilles ont été

cartographiés sur des carrés de 1 km² et une probabilité de visite des cultures a été calculée depuis ces habitats sources en utilisant le modèle décrit dans Ricketts *et al.* (2008).

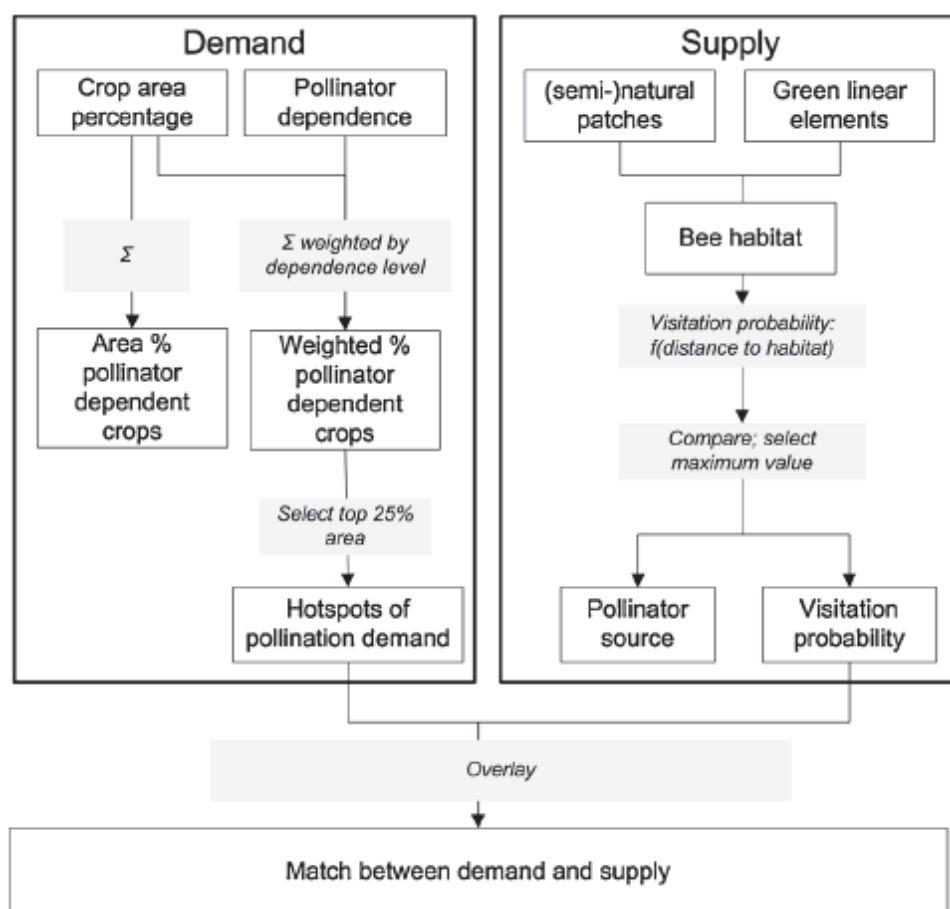


Figure 36 : Méthodologie utilisée pour cartographier « l'offre et la demande » des territoires en termes de pollinisation (Schulp *et al.* 2014).

Ils ont obtenu d'une part les cartes figurant la demande en pollinisateurs et les hotspots de cette demande et d'autre part des cartes figurant « l'offre » en pollinisateurs, indirectement calculé par la quantité d'habitats favorables aux abeilles, et les probabilités de visite des cultures par les abeilles. Enfin ils ont testé la correspondance de ces cartes (figure 37).

Ils ont trouvé que : (i) les habitats favorables aux abeilles sont abondants dans les paysages en mosaïques comme sur les zones de reliefs ; (ii) la présence d'éléments linéaires naturels (couvrant uniquement 0.5% de la surface agricole) augmentait de 5 à 20% la probabilité de visite et que ces éléments étaient les seuls à fournir des pollinisateurs pour 12% des surfaces ; (iii) dans la moitié des surfaces très demandeuses en pollinisateurs l'offre est aussi haute ; le total des habitats favorables et la probabilité de visites sont les plus grands dans les zones où la demande en pollinisateurs est faible et basse dans les zones où la demande est importante.

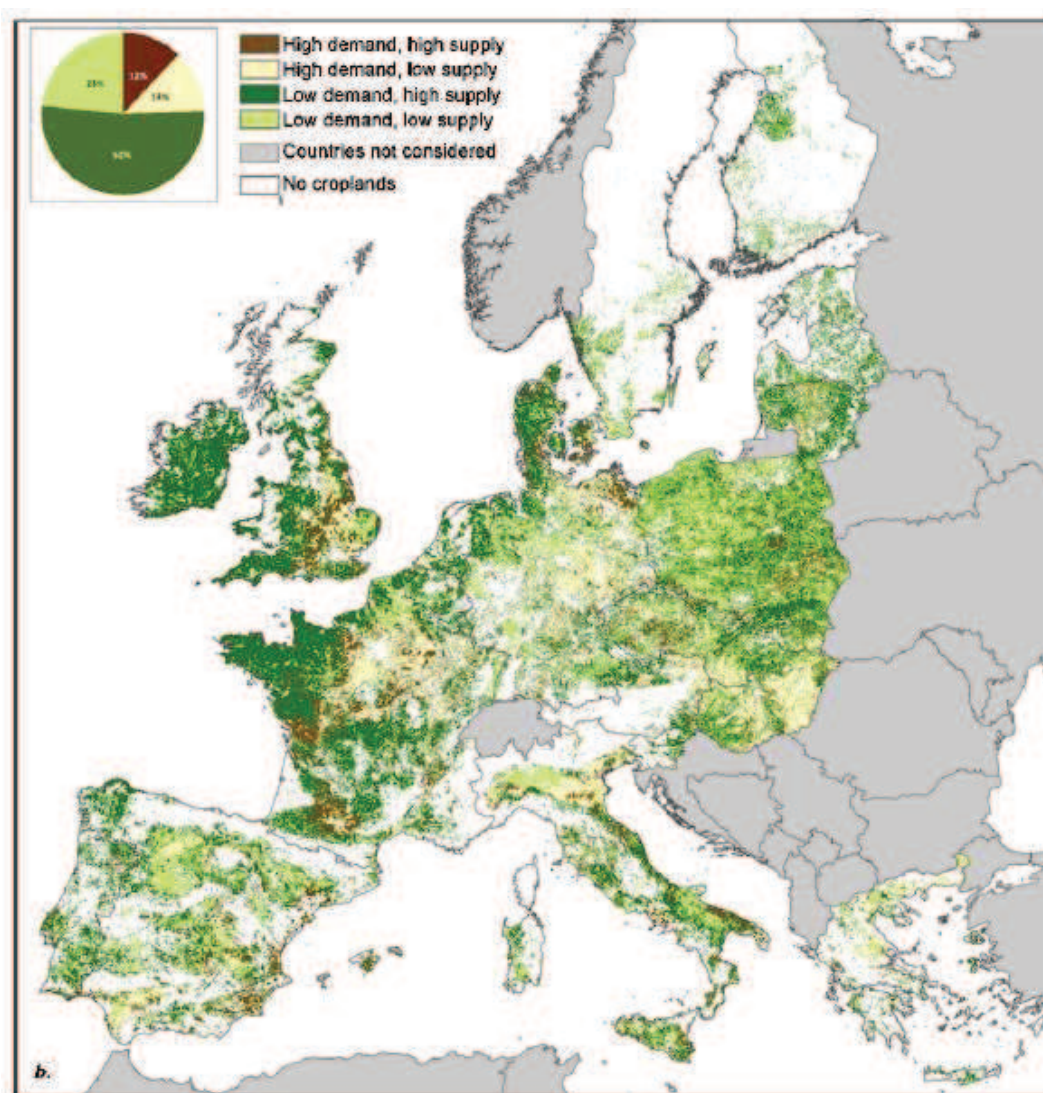


Figure 37 : Correspondance entre « l'offre et la demande » des territoires en termes de pollinisation (Schulp *et al.* 2014).

Finalement, ces études mettent en lumière un déficit de pollinisation potentiellement déjà à l'œuvre mais très variable sur le territoire Européen. En effet, les pays sont très inégaux en fonction des cultures dominantes dans le pays et de la mosaïque paysagère. D'une façon générale il apparait que les politiques agricoles mais aussi d'aménagement du territoire et environnementales doivent promouvoir le maintien et l'implantation d'habitats semi-naturels pour assurer la production agricole et les gains économiques et environnementaux qui en découlent.

VI. L'amplitude des effets d'un élément paysager ou d'une mesure agro-environnementale sur les populations d'abeilles dépend du contexte agricole

L'intensification agricole a lieu à deux échelles spatiales : au niveau de la parcelle et au niveau du paysage (Tscharntke *et al.* 2005) (tableau 4).

Tableau 4 : Pratiques agricoles conduisant à l'intensification à l'échelle de la parcelle et du paysage (tiré de Tscharntke *et al.* 2005)

Local intensification	Landscape intensification
Shortening crop rotation cycles	Farmers specializing on one or few (arable) crops instead of mixed farming
Decreasing crop diversity (minimizing undersowings, intercropping, polycultures, catch crops, etc.)	Converting perennial habitat (grassland) to arable fields
Increasing input of mineral fertilizers	Destroying edge habitats (hedges, field boundaries, buffer zones along creeks)
Increasing input of pesticides (herbicides, fungicides, insecticides, plant growth regulators, etc.)	Reallocating land to increase field size and make farms more compact
Winter, not spring sowing of cereals	Simplifying landscapes with a spatially and temporally limited number of land-use types increasing landscape homogeneity
Implementation of genetically modified (GM) crops	Giving up traditional, low-intensity land-use management
Deep ploughing, not minimum tillage	Avoiding set-aside fallows and cultivating formerly abandoned area (old fields, fallows)
Cultivating monocultures of high-yield varieties	Reducing resistance to invasion of introduced species
Increasing size of arable fields	Lowering landscape-wide water tables
Machine-driven farming	Fragmenting natural habitat
Lowering water table by drainage	

Plusieurs études ont montré des effets des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle sur les abeilles comme l'utilisation d'herbicides ou de fertilisants, qui réduisent et homogénéisent les ressources florales au sein des parcelles et sur les bords de champs (De Snoo et van der Poll 1998, Marshall and Moonen 2002, Rasmont 2006, Carvell *et al.* 2006), le labour profond qui peut avoir des conséquences sur la nidification des espèces terrioles (Kim *et al.* 2006) ou l'utilisation des pesticides, dont les effets ont été principalement mesurés en laboratoire, qui tuent ou réduisent la fitness des abeilles (Whitehorn *et al.* 2012, Henry *et al.* 2012). D'autres études se sont focalisées sur les effets des pratiques agricoles à l'échelle paysagère comme la réduction et la fragmentation des habitats semi-naturels (Hendrickx *et al.* 2007, Le Féon *et al.* 2010, Watson *et al.* 2011, Klein *et al.* 2012) ou la présence de culture entomophile (Herrmann *et al.* 2007, Westphal *et al.* 2003, 2009) qui peuvent jouer des rôles complémentaires tout au long du cycle d'activité des abeilles (Holzschuh *et al.* 2013, Riedinger *et al.* 2014).

Jusqu'à présent les travaux exposés considéraient les pratiques agricoles et leurs effets sur les pollinisateurs à l'une ou l'autre des échelles alors que l'amplitude des effets observés à une échelle peut dépendre des pratiques agricoles réalisées sur l'autre échelle. Par exemple, plusieurs études ont comparé les effets de l'agriculture biologique et de l'agriculture conventionnelle dans différents contextes paysagers sur les abeilles. Holzschuh *et al.* (2007), Rundlöf *et al.* (2008) et Holzschuh *et al.* (2010) montrent que les abeilles sont plus abondantes ou plus diversifiées dans les bordures ou les parcelles en agriculture biologique que celles en conventionnelles. La prise en compte du contexte paysager montre que la différence entre biologique et conventionnel augmente quand le paysage devient plus homogène (c'est-à-dire ici quand la proportion de parcelles cultivées augmente).

Kleijn et van Langevelde (2006) ont quant à eux comparé les abondances d'abeilles trouvées sur différents transects dont l'abondance en fleurs varie, dans différents contextes paysagers. Ils montrent que l'abondance de fleurs sur les transects a un effet positif fort sur la richesse des abeilles dans les paysages avec peu d'habitats semi-naturels comparés aux paysages avec plus d'habitats semi-naturels. De même Heard *et al.* (2007) observent un nombre de bourdons sur les tâches fleuris plus important lorsque le contexte paysager est dominé par les terres agricoles.

L'interaction entre pratique agricole à l'échelle locale comme la mise en place de mesures agro-environnementales (MAE) et le contexte paysager a été formalisé par Tscharrntke *et al.* (2005) et Kleijn *et al.* (2011) (figure 38).

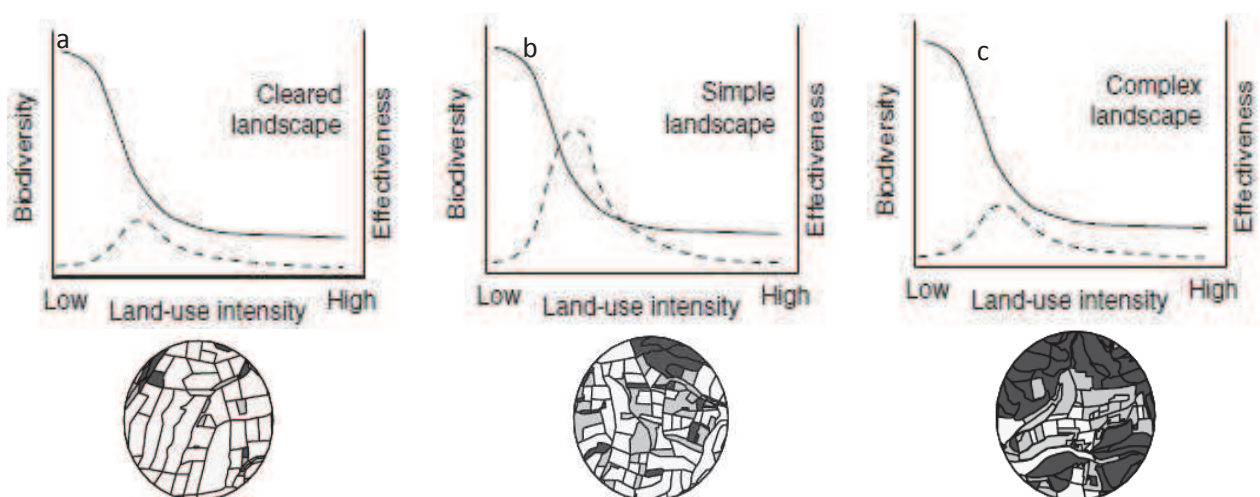


Figure 38 : Influence de l'intensité agricole et de la structure du paysage sur la biodiversité (courbe continue) et l'efficacité des mesures de conservation (courbe en pointillés) en paysage agricole (Kleijn *et al.* 2011).

D'une part, dans un paysage très intensifié (moins de 2% d'habitats semi-naturels) (figure 38.a), la mise en place de MAE aura peu d'effet car les populations animales et végétales sont trop raréfiées pour pouvoir répondre favorablement, le pool d'individus présents dans le paysage ne suffit pas à coloniser les nouveaux habitats favorables. Dans un paysage complexe (plus de 20% d'habitats semi-naturels) (figure 38.c), les habitats favorables sont nombreux, la biodiversité est élevée de façon générale, donc l'introduction de MAE peut passer « inaperçue » à l'échelle du paysage. En effet, dans les paysages abritant une forte diversité et abondance des espèces, les individus présents dans les habitats semi-naturels « débordent » (phénomène de spill-over) sur les habitats normalement peu propices à leur présence ce qui peut masquer des différences entre les MAE et les sites contrôles. En revanche, dans des paysages intermédiaires (entre 2 et 20% d'habitats semi-naturels) (figure 38.b), où la biodiversité est encore présente mais menacée par la simplification des paysages, la mise en place de MAE prend tout son sens et vient soutenir les populations d'animaux et de plantes.

Il en va de même pour la présence d'habitats semi-naturels dont l'attractivité peut varier par exemple en fonction des pratiques agricoles réalisées sur la culture adjacente.

VII. Cas particulier des habitats forestiers dans les paysages agricoles

Plusieurs études se sont penchées plus spécifiquement sur les effets du voisinage des forêts.

En zones tropicales, les étendues agricoles sont d'origine anthropique récente et c'est la forêt qui est considérée comme l'habitat favorable. Certaines abeilles sont même forestières, comme les mélipones ou les euglossines, mais elles sont capables de disperser plus ou moins dans la matrice agricole (Klein *et al.* 2003, Brosi *et al.* 2008). L'effet de la présence des forêts à proximité des cultures ou à l'inverse l'effet de la déforestation sur les populations d'abeilles et le service de pollinisation sont alors largement explorés.

Dans les cultures de café, plusieurs études montrent l'importance des fragments forestiers à proximité de la culture :

- Klein *et al.* (2003) ont montré que l'abondance des abeilles sociales et la richesse des abeilles visitant les fleurs de café diminuent avec la distance à la forêt et que le nombre de fruits augmente avec le nombre d'espèces visitant les fleurs.
- De Marco et Coelho (2004) ont comparé la production de fruits dans 3 types de plantations (Agrosylviculture et monoculture conventionnelle avec ou sans fragments

forestiers à proximité). Ils ont trouvé que les fermes à proximité des fragments forestiers présentent une augmentation de 14.6% de leur production, attribuée au meilleur service de pollinisation.

- Ricketts (2004) a montré que les fleurs de café à 100m d'un fragment de forêt tropicale au Costa Rica reçoivent davantage de pollen que les plants plus distants. La richesse spécifique et le taux de visite des fleurs y sont également plus importants.
- Ricketts *et al.* (2004) ont évalué la valeur de la forêt tropicale en tant que fournisseur du service de pollinisation au café en comparant la production de plusieurs fermes plus ou moins distantes de la forêt. Ils ont trouvé que la présence de forêt dans un rayon de 1 Km augmente les rendements de 20% et améliore également la qualité des fruits produits en réduisant la fréquence des « peaberries » (petits fruits mal formés) de 27%. Pendant les années 2000 à 2003, la valeur de deux fragments forestiers a été évaluée à environ 60 000 \$US pour une seule ferme. Cette valeur est semblable aux revenus attendus pour des utilisations concurrentes des terres et dépasse de loin les paiements incitatifs de conservation actuelle.
- Klein *et al.* (2006) ont piégé des abeilles cavicoles dans des nids installés dans les champs de café. Ils trouvent que leur abondance est affectée négativement avec la distance à la forêt.
- En utilisant les données collectées dans les études précédentes sur l'effet négatif de la distance à la forêt sur la biodiversité des abeilles et les rendements, Priess *et al.* (2007) ont estimé les effets futurs de la déforestation selon plusieurs scénarios. Ils ont démontré que le service de pollinisation déclinerait continuellement en fonction de l'ampleur et de la localisation de la conversion forestière et que cela conduirait à une réduction des rendements jusqu'à 18% et des revenus nets par hectare jusqu'à 14% dans les deux prochaines décennies (par rapport aux rendements moyens de l'année 2001).
- Klein (2009) a conduit une étude dans un contexte d'agroforesterie où ils ont collecté les abeilles de la canopée et celles visitant les fleurs de la culture dans chaque ferme plus ou moins distantes de la forêt. Ils ont trouvé que les fermes proches de la forêt (moins de 500 m) présentent des communautés d'abeilles plus similaires et que la richesse spécifique de la canopée et de la culture diminue avec l'isolation à la forêt. Ils ont également montré que les variations temporelles de richesse spécifique dans la canopée

et les variations spatiales de richesse spécifique des abeilles visitant les fleurs augmentent avec la distance à la forêt. Les variations de richesse spécifique diminuent la moyenne des fruits produits par ferme et en augmente la variation spatiale. Ils concluent que les cultures à proximité des forêts tirent profit de la pollinisation par plusieurs espèces car les rendements fluctuent moins contrairement aux cultures isolées qui abritent moins d'espèces.

- En revanche, Vergara et Badano (2009) ne trouvent pas d'influence de la distance ni sur l'abondance ni sur la diversité (indice de Shannon). Cependant ils ont trouvé que la richesse spécifique ou la diversité des abeilles étaient positivement affectées par le degré de forêt native restante au sein des exploitations.
- De même, Banks *et al.* (2013) trouvent plus d'abeilles dans les fermes isolées que dans les fermes adjacentes à la forêt pendant la floraison du café alors qu'ils ne trouvent pas de différence hors floraison. Dans leur étude, les colonies d'*Apis mellifera* domestiques, sont omniprésentes et il est impossible de discerner si les individus d'*Apis mellifera* recensés sont issus de colonies sauvages ou domestiquées. Or cette espèce représente 1/3 du jeu de données (effectif total faible avec 66 hyménoptères). S'il avait été possible de distinguer les espèces sauvages des autres, l'effet de la forêt aurait pu être différent.

L'effet de la forêt sur les pollinisateurs et la pollinisation a été mesuré dans d'autres cultures en milieu tropical. D'après Chacoff *et al.* (2008), la fréquence de visite des fleurs par les pollinisateurs dans les plantations de *Citrus* en Argentine est réduite par un facteur trois de 0 à 1000m de la forêt, ce qui signifie 30% de pollen en moins sur les stigmates des fleurs ; les abondances de l'abeille domestique et des autres abeilles sont également fortement réduites après quelques centaines de mètres de distance à la forêt (Chacoff et Aizen 2006). Blanche *et al.* (2006) en Australie ont également observé de meilleurs rendements des vergers de noyer du Queensland (*Macadamia integrifolia*) et de longaniers (*Dimocarpus longan*) quand les exploitations sont proches de la forêt.

Sous d'autres climats, l'effet des forêts sur les communautés d'abeilles circulantes dans les cultures est rarement exploré seul mais plutôt associé à d'autres habitats semi-naturels et évalué dans un contexte paysager global. Ces études montrent des résultats contrastés. Cependant on peut citer dans les écosystèmes tempérés, Winfree *et al.* (2007) ou Romey *et al.*

(2007) qui ont montré que l'abondance des abeilles sauvages et la richesse en espèces étaient négativement associées à la mesure de la couverture forestière dans le paysage. Dans un écosystème semi-aride, Hannon et Sisk (2009) ont constaté que les deux cultures agricoles et les haies abritaient des abondances et des richesses d'abeilles plus fortes comparées à des zones boisées ou des forêts naturelles. Au contraire, dans des écosystèmes où la communauté végétale est structurellement similaire à celle rencontrée dans l'étude d'Hannon et Sisk (2009), Aizen et Feinsinger (1994) ont trouvé une tendance inverse pour la richesse en abeilles. Dans leur zone d'étude, la richesse spécifique était significativement plus faible dans les cultures que dans les bois fragmentés ou contigus. De même, Watson *et al.* (2011) ont constaté que la proportion de la superficie forestière dans le paysage environnant était un prédicteur positif significatif de l'abondance des abeilles sauvages dans les vergers.

L'une des différences importantes entre ces études est que Winfree *et al.* (2007), Romey *et al.* (2007) et Hannon et Sisk (2009) incluent des abeilles récoltées pendant l'été alors qu'Aizen et Feinsinger (1994) et Watson *et al.* (2011) incluent des abeilles récoltées uniquement au printemps. Or, dans les climats tempérés ou méditerranéens le couvert forestier peut varier considérablement d'une saison à l'autre. Au moins au printemps, le sous étage peut être recouvert d'une flore abondante et variée avant que les feuilles des arbres assombrissent le sous-bois. De plus, la floraison de plusieurs espèces arborées survient au tout début du printemps comme les *Prunus spp*, *Castanea sativa* ou *Salix spp* en particulier le long des lisières, permettant aux abeilles de trouver des ressources florales abondantes avant la floraison des cultures. Enfin, les forêts peuvent remplir d'autres rôles au début du printemps. En effet, plusieurs espèces passent l'hiver dans des arbres ou des branches mortes, la litière ou le sol non labouré. Elles sortent au printemps, puis y retournent pour se réfugier quand le temps ne leur permet pas de se nourrir ou de se reproduire.

D'autres études encore mentionnent des effets positifs ou non significatifs des forêts sur les populations d'abeilles sauvages en milieu tempéré ou Méditerranéen:

- Kremen *et al.* (2002) ont montré que les exploitations agricoles proches d'habitats forestiers (contrairement à celles éloignées) sont les seules où la pollinisation d'agrumes (*Citrus lanatus*) peut être optimale (Biome Méditerranéen).
- Kremen *et al.* (2004) ont également mesuré le nombre de visites des abeilles dans différentes cultures d'agrumes ainsi que le nombre moyen de grains de pollen déposé par fleur après 10 minutes d'exposition. Chaque exploitation variait en fonction de la

proportion d'habitats forestiers naturels dans le paysage. Ils ont montré que le nombre de visites par les abeilles augmentait avec la proportion en habitats forestiers dans le paysage aux rayons 1200m, 1800m, 2400m et 4800m autour des parcelles mais pas au rayon 600m. De même aux échelles 1200m et 2400m, sélectionnées pour tester si le nombre moyen de grains de pollen déposés était aussi positivement corrélé à la quantité d'habitats forestiers, ils ont trouvé la même relation (Biome Méditerranéen).

- Kim *et al.* (2006) ont comparé les abondances d'abeilles nidifiantes, terricoles, dans des exploitations loin ou proche d'habitats forestiers naturels. Ils trouvent que les communautés d'abeilles sont plus diversifiées et abondantes dans les exploitations proches des habitats forestiers naturels (Biome Méditerranéen) (figure 39).

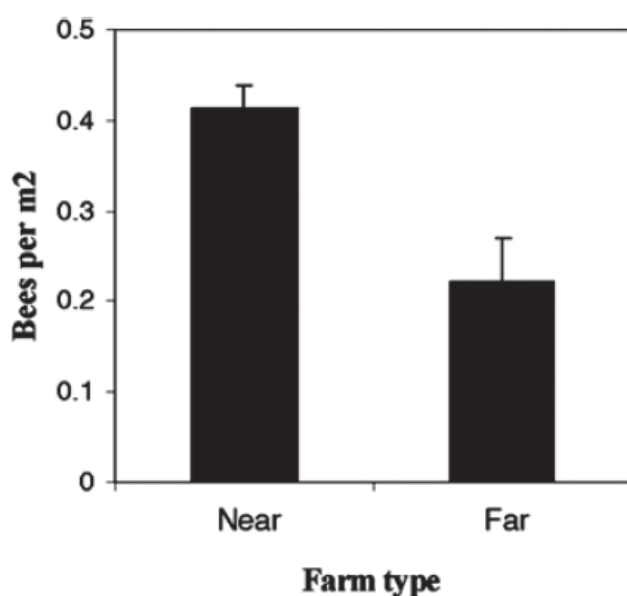


Figure 39 : Comparaison de la densité d'abeilles selon les catégories de fermes. Les histogrammes représentent la densité moyenne avec l'erreur standard de toutes les espèces. (Kim *et al.* 2006).

- Greenleaf and Kremen (2006a) ont trouvé que l'abondance de l'un des deux principaux pollinisateurs (*Bombus vosnesenskii*) de tomates en Californie était négativement affectée par la distance aux éléments boisés et la diminution de la proportion d'habitats forestiers dans le périmètre de dispersion de l'espèce contrairement à *Anthophora urbana* (Biome Méditerranéen) (figure 40 et 41).

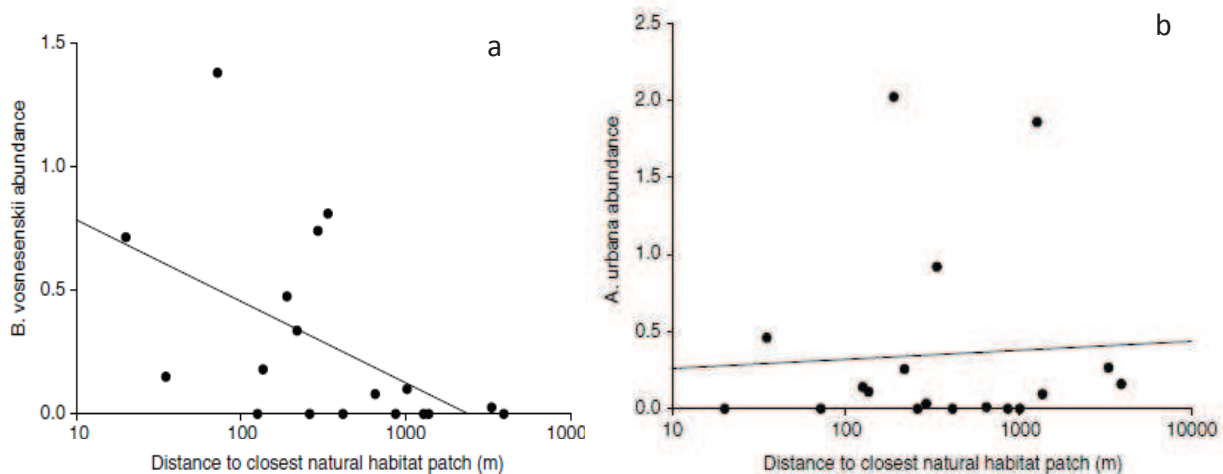


Figure 40 : Taux de visite des fleurs de tomates en Californie par *B vosnesenskii* et *A urbana* en fonction de la distance à l'habitat semi-naturel le plus proche. Ils sont plus élevés pour *B vosnesenskii* lorsqu'on est plus près des habitats semi-naturels (a) alors que l'on observe aucune tendance pour *A urbana* (b). Chaque point représente le taux de visite des fleurs (moyenne sur 3 jours) sur un champ pour une année donnée. La distance à l'habitat semi-naturel (chaparral, ripisylve ou forêt de chênes) le plus proche a été calculée avec un SIG. L'abondance des abeilles a été mesurée sur des transects dans les cultures et est reportée comme le nombre de visites des abeilles observé sur 10m pendant une minute (Greenleaf and Kremen 2006a).

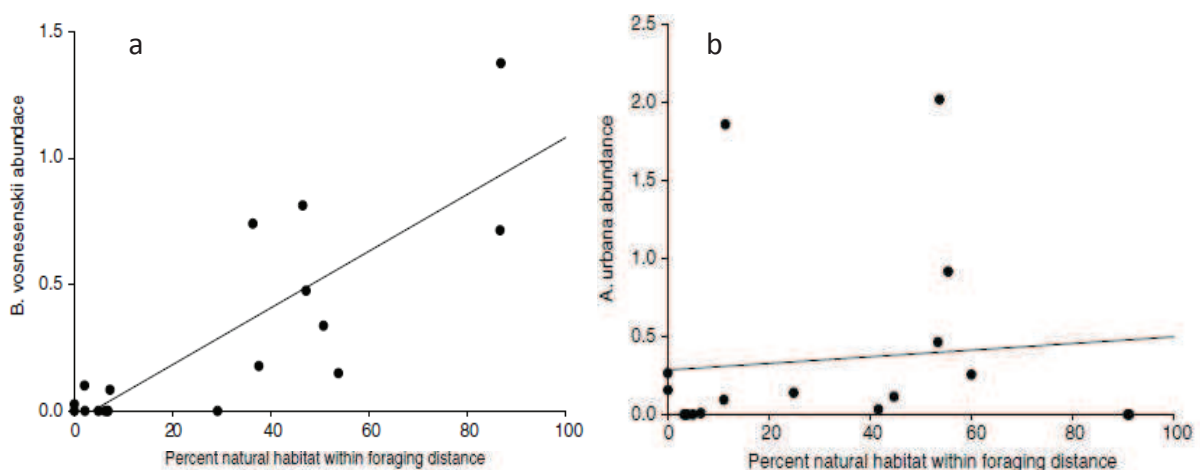


Figure 41 : Taux de visite des fleurs de tomates en Californie par *B vosnesenskii* et *A urbana* en fonction de la proportion d'habitat semi-naturel dans le rayon d'action de l'espèce. Ils sont plus élevés pour *B vosnesenskii* lorsque les habitats semi-naturels sont dans son rayon de déplacement (a) alors que l'on observe aucune tendance pour *A urbana* (b). Chaque point représente le taux de visite des fleurs (moyenne sur 3 jours) sur un champ pour une année donnée. La distance à l'habitat semi-naturel (chaparral, ripisylve ou forêt de chênes) le plus proche a été calculée avec un SIG. L'abondance des abeilles a été mesurée sur des transects dans les cultures et est reportée comme le nombre de visites des abeilles observé sur 10m pendant une minute (Greenleaf and Kremen 2006a).

- Arthur *et al.* (2010) ont montré que les colonies sauvages d'*Apis mellifera* sont positivement associées à la quantité d'habitats forestiers dans un rayon de 300m autour du point d'échantillonnage mais pas sur les autres rayons testés (Biome Tempéré).
- Taki *et al.* (2010) ont recensé les visites des abeilles au sarrasin ainsi que la production de graines sur différentes exploitations au Japon. Les visites par *Apis Cerana* (espèce qui nidifie dans les cavités d'arbre) ainsi que la proportion de graines produites sont

positivement corrélées à la proportion d'habitats forestiers dans un rayon de 3 km autour des zones d'échantillonnages (Biome Tempéré).

- Marini *et al.* (2012) ont comparé les communautés d'abeilles de 31 vergers de pommier en Italie, dans 3 contextes paysagers différents (paysage dominé par les vergers, la forêt ou des prairies). Ils ont montré que les vergers où le paysage est dominé par la forêt présentent une plus grande richesse spécifique que les autres vergers dans les deux autres contextes paysager alors que l'abondance est plus grande et similaire dans les vergers entourés de forêts ou de prairies que dans ceux entourés principalement par d'autres vergers (Biome Méditerranéen) (figure 42).

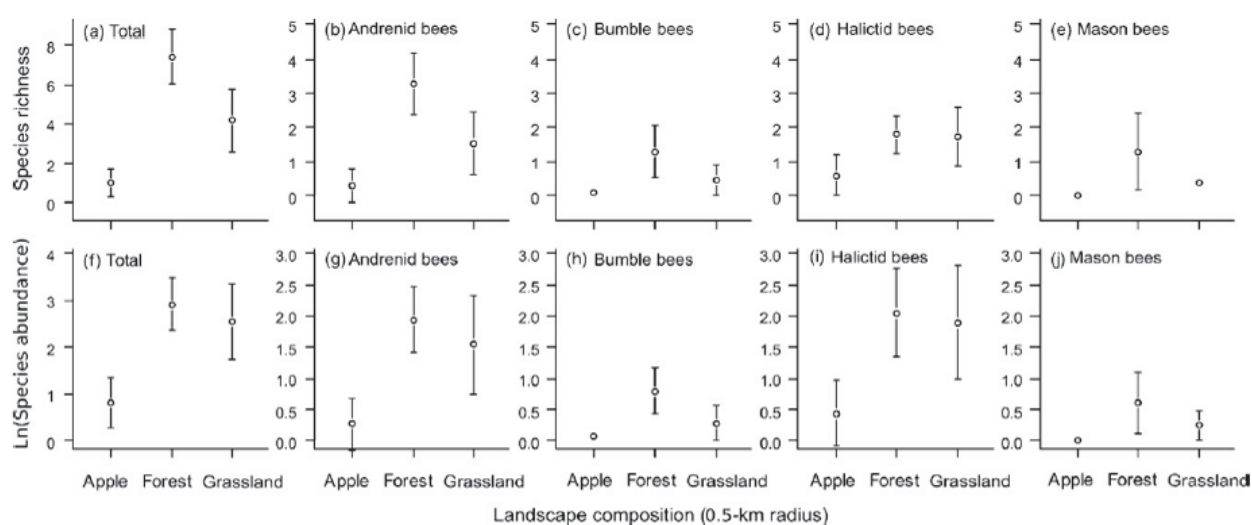


Figure 42 : Effet de différents éléments du paysage sur la richesse spécifique (a-e) et l'abondance (f-j) des abeilles sauvages (somme par verger) dans les vergers de pommiers. La moyenne des groupes (total, *Andrena*, bourdons, Halictidae, abeilles maçonnes) et l'intervalle de confiance à 95% sont reportés. La richesse spécifique totale et l'abondance totale n'incluent pas *Apis mellifera*. (Marini *et al.* 2012)

- Klein *et al.* (2012), ont mesuré le nombre de visites par les abeilles et la production de fruits des amandiers dans des exploitations où la proportion d'éléments forestiers sur un rayon de 1 km variait. Le nombre de visites par les abeilles sauvages et la production de fruits sont positivement corrélés à la proportion d'habitats forestiers alors que le nombre de visite par l'abeille domestique n'est pas significativement affecté par cette variable (Biome Méditerranéen).

D'une manière générale, l'effet des éléments forestiers est variable dans ces 2 biomes.

En milieu Méditerranéen ou semi-aride, les forêts présentent généralement une structure verticale très diversifiée avec des zones ouvertes où des fleurs et des arbustes peuvent fleurir à

différents moments au cours de l'année. Elles sont rarement gérées comme des forêts de production, on y compte beaucoup d'essences différentes. Les cœurs forestiers peuvent être propices à offrir des ressources alimentaires à différents moments de l'année. Ces forêts peuvent aussi servir de refuge pour certaines espèces pendant les heures chaudes de la journée.

A l'inverse en milieu tempéré, après le débourrement des arbres, le sous-bois n'abrite plus de fleurs et il devient particulièrement frais alors que les abeilles sont plutôt thermophiles. De plus les forêts tempérées sont souvent gérées pour offrir un habitat forestier continu, habituellement dominé par des plantes non fleuries telles que de jeunes arbres. En milieu tempéré on peut donc s'attendre à ce que ce ne soit pas les cœurs forestiers qui apportent une diversité de pollinisateurs, mais plutôt les lisières. Par exemple, Steffan-Dewenter *et al.* (2002) ont divisé la forêt en une zone centrale et une zone marginale de forêt (10m de profondeur dans la forêt) pour évaluer l'effet du contexte paysager sur trois guildes de pollinisateurs en milieu tempéré. Ils ont inclus dans les milieux naturels uniquement la zone marginale de la forêt.

VIII. Quelles conditions d'habitat pour les abeilles sauvages en lisière champ/forêt?

Les lisières forestières sont des habitats semi-naturels qui présentent une structure verticale complexe et un sol peu perturbé et souple comparé à d'autres habitats dans les paysages agricoles. Elles offrent ainsi un large éventail de sites de nidification à la fois pour les espèces de cavités et les terricoles et des abris pour l'ensemble des abeilles. Par ailleurs, au début du printemps on peut y voir fleurir les premiers arbustes et plantes de sous-bois fournissant ainsi aux abeilles les ressources alimentaires dont elles ont besoin avant la floraison massive des cultures (figure 43).

Enfin, elles offrent des conditions microclimatiques plus tamponnées que les espaces ouverts, protégeant les abeilles des variations importantes de température, particulièrement entre le jour et la nuit, puisque les forêts relarguent les radiations infra-rouges accumulées pendant la journée (Robert *et al.* 1976).

1ers arbres, arbustes et
plantes à fleurs printanières

**Terriers de
micromammifères**
(espèces cavicoles)

Espèces végétales variées
(espèces caulicoles)

Bois mort (espèces
cavicoles, abris, hibernation)

Litière (abris, hibernation)
et Sol non labouré (espèces
terricoles)

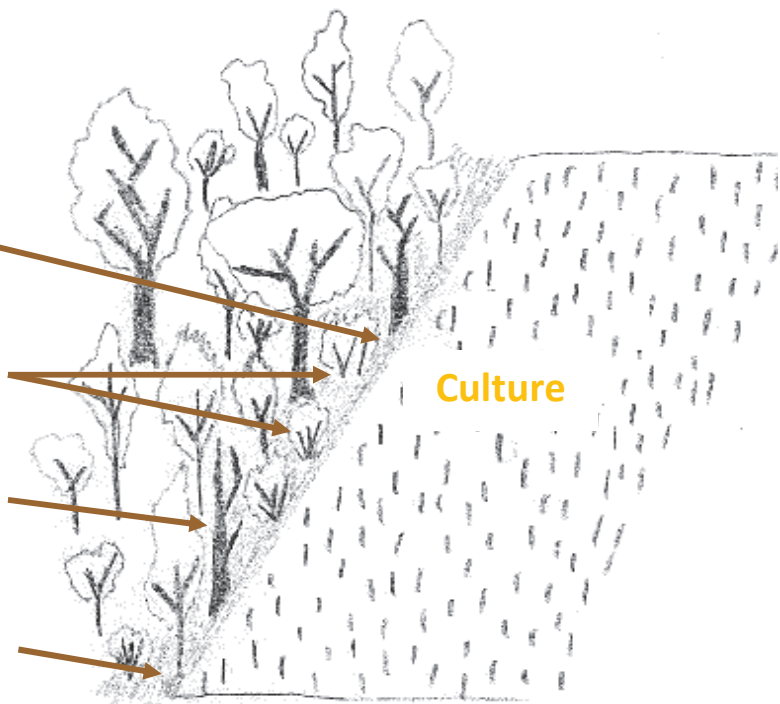


Figure 43 : Lisière champs/culture (dessin : Samantha Bailey)

IX. Contexte et problématique de la thèse

IX.1. Présentation du projet BILISSE

Cette thèse s'intègre à la composante "Pollinisateurs" du projet BILISSE (Comment la Biodiversité des Lisières renforce des Services Ecologiques?) qui a été sélectionné au sein du programme de recherche BGF 2010-2013 (Biodiversité et Gestion Forestière), afin de traiter des problématiques concernant la biodiversité et les interactions entre forêt, lisières forestières et milieux adjacents (figure 44). Le projet BILISSE propose une analyse multi-taxinomique de l'influence de segments de lisières forestières sur la biodiversité et les services écosystémiques, à travers l'étude de la flore, des Apoïdes, des oiseaux et des Rhopalocères.



Figure 44 : lisière forestière en verger, vue de profil (a), lisière forestière en colza après récolte vue de face (b)

IX.2. Présentation du projet RTE

La société Rte gère 100 000 kms de lignes électriques à haute tension (HT) et très haute tension (THT) en France (figure 45). Ces lignes sont très majoritairement aériennes. Afin que le transport d'électricité se fasse en toute sécurité, la végétation ligneuse doit être contrôlée régulièrement sous ces infrastructures. De ce fait, la société Rte est un gestionnaire d'espaces. Depuis 2009, Rte et Irstea entretiennent un partenariat dont l'objectif est de connaître la biodiversité présente sous ces infrastructures afin de formuler à terme des préconisations de gestion de ces espaces qui soient favorables à la biodiversité. En 2011, en plus des études flore et papillons qui ont été réalisées dans les tranchées forestières créées par le passage des lignes électriques THT, la société Rte a demandé une étude des abeilles présentes sur ces sites.



Figure 45 : Tranchée forestière créée par le passage de lignes électriques THT.

IX.3. Objectif général de la thèse

Nous avons vu dans les paragraphes précédents que la présence de milieux naturels et semi-naturels associés en quantité suffisante aux cultures entomophiles permettait le maintien des populations d'abeilles dans les paysages agricoles. En effet, ces différents habitats fournissent des ressources complémentaires aux abeilles qui peuvent ainsi compléter leur cycle de vie.

Dans une configuration de déclin des pollinisateurs et d'éventuelles conséquences sur le service de pollinisation, l'étude des effets de ces habitats sur les populations de pollinisateurs, à différentes échelles spatiales et tout au long de leur cycle d'activité semble donc essentielle et requiert un effort de recherche supplémentaire. Les lisières forestières en particulier, sont des éléments du paysage susceptible d'apporter différents habitats partiels aux abeilles à différents moments de l'année, cependant elles ont été assez peu étudiées en milieu tempéré. L'objectif général de cette thèse est donc le suivant : évaluer le(s) rôle(s) des lisières forestières dans la structuration des assemblages de pollinisateurs sauvages (abondance, diversité) avant, pendant et après la floraison massive de deux cultures entomophiles (colza et verger de pomme) à différentes échelles spatiales (locale et paysagère).

Cet objectif général est abordé au regard de l'état de l'art présenté en introduction. Pour répondre à cet objectif nous abordons sept questions traitées dans les différents chapitres qui forment ce manuscrit. Nous les présentons dans le paragraphe suivant.

IX.4. Positionnement du présent travail dans un contexte général

Sur la figure 46 nous présentons un schéma de compréhension général des agro-systèmes dans lequel ma thèse se positionne en regard de la bibliographie présentée dans l'introduction de ce manuscrit. Nous présentons les relations entre les différents éléments qui le composent, les mécanismes qui les relient et ceux qu'ils induisent. Les éléments sur fond blanc sont ceux que nous avons effectivement étudiés dans le cadre de cette thèse et les concepts théoriques figurés sur fond bleu clair sont ceux auxquels nous avons fait appel.

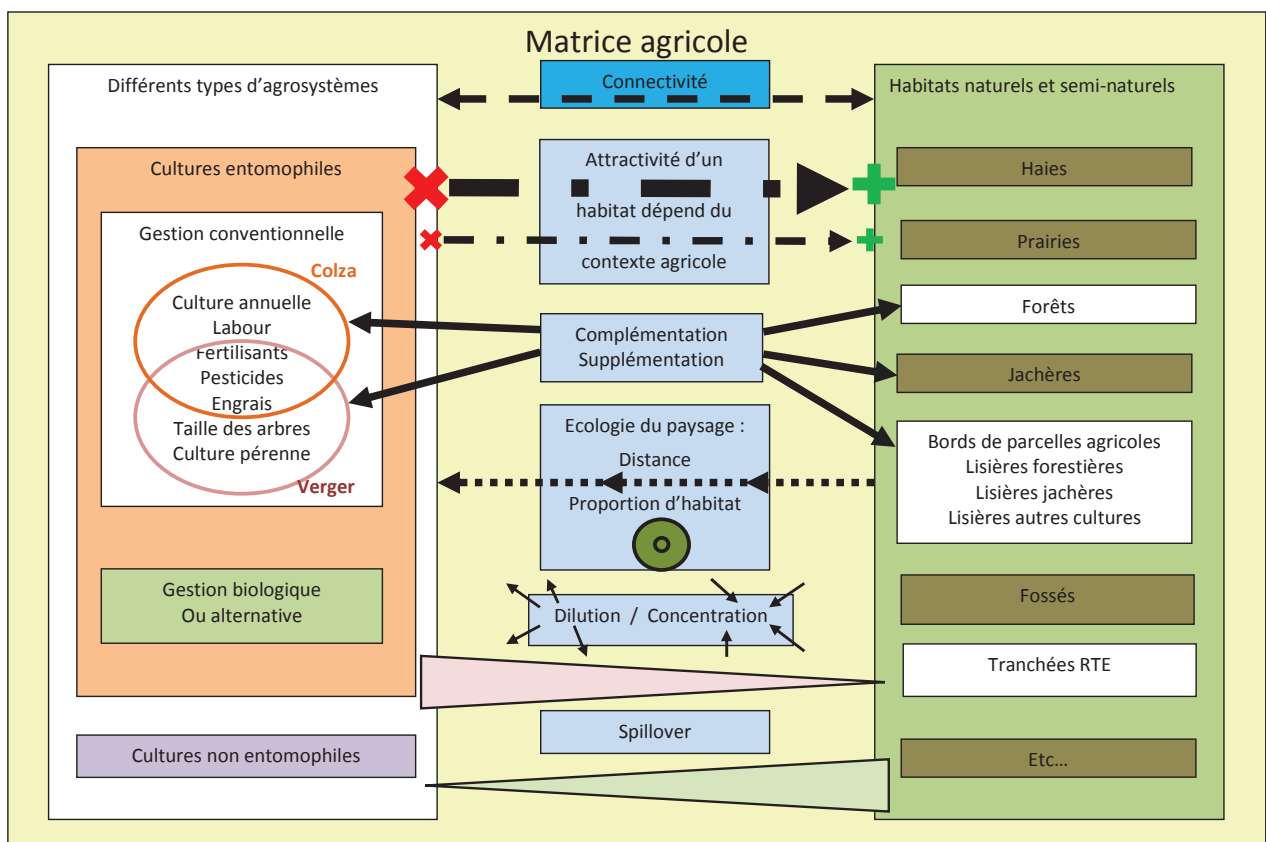


Figure 46 : Schéma de compréhension général du système dans lequel se positionne ma thèse. Sur fond blanc, éléments effectivement étudiés dans cette thèse, sur fond bleu clair concepts sur lesquels nous nous basons.

IX.5. Questions de recherche et organisation du manuscrit

Ce manuscrit de thèse est organisé en sept grands chapitres permettant de répondre à sept questions principales :

Chapitre 1 : Les services (pollinisation, régulation des ravageurs) et dis-services (ravage des cultures) écosystémiques rendus par les arthropodes aux cultures sont-ils mieux expliqués par la variable « proximité à la lisière forestière » ou par la variable « proportion d’habitats forestiers dans le paysage » ? Cette question fait l’objet d’un article de synthèse bibliographique soumis à la revue « Agriculture, Ecosystems and Environment ».

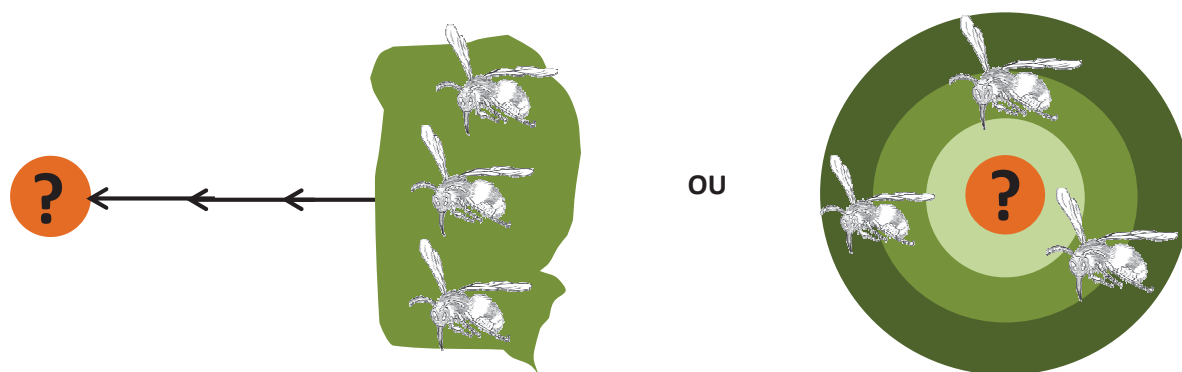


Figure 47 : Questionnement du chapitre 1

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel dans ce chapitre.

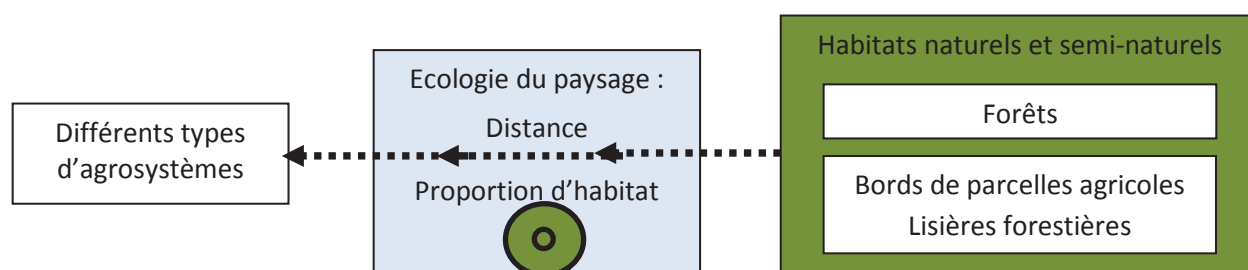


Figure 48 : Eléments composants le chapitre 1

Chapitre 2 : Matériels et méthodes

Chapitre 3 : Comment la distance à la lisière forestière affecte-t-elle les abeilles présentes dans le colza ? Cette question fait l'objet d'un article qui a été publié dans la revue « Ecology and Evolution ».

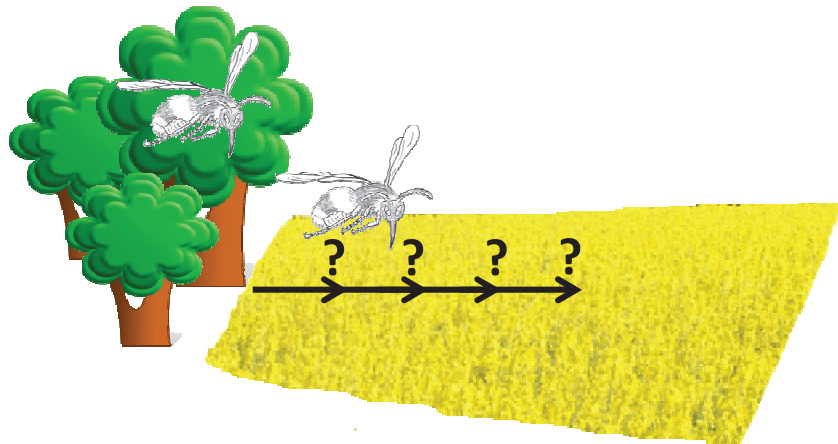


Figure 49 : Questionnement du chapitre 3

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel dans ce chapitre.

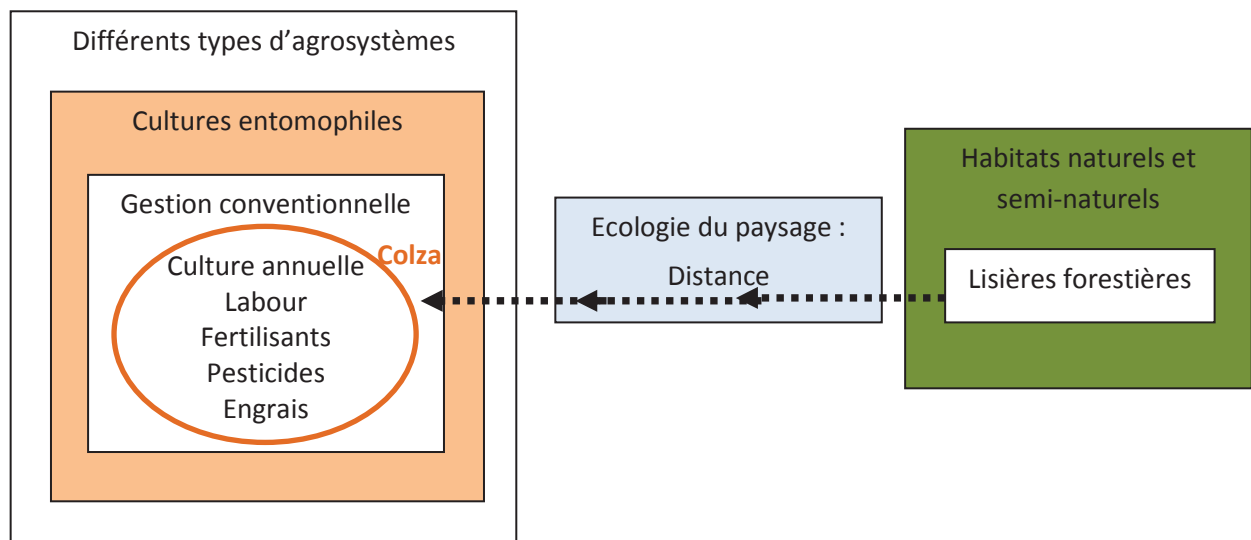


Figure 50 : Eléments composants le chapitre 3

Chapitre 4 : L'importance des lisières forestières, en tant qu'habitat davantage favorable aux abeilles que le cœur de champ, varie-t-elle en fonction de l'intensité des pratiques agricoles réalisées dans la culture adjacente ? Cette question fait l'objet d'une short note en préparation.



Figure 51 : Questionnement du chapitre 4

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel dans ce chapitre.

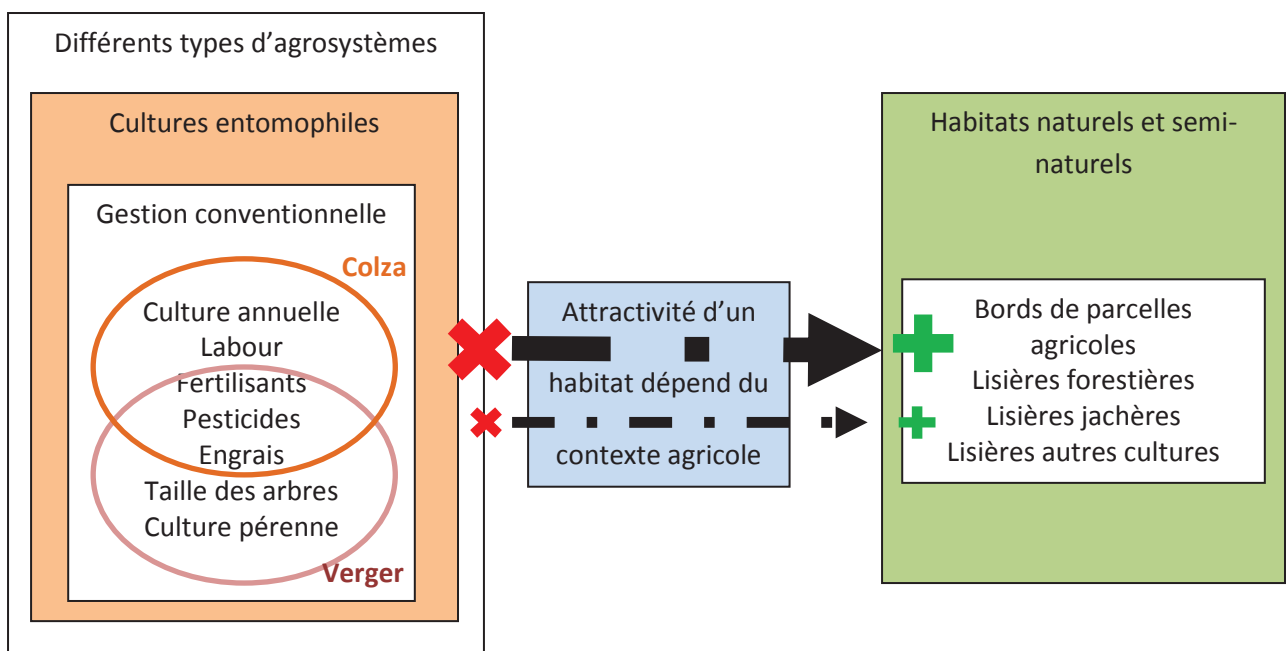


Figure 52 : Eléments composants le chapitre 4

Chapitre 5 : Y'a-t-il complémentarité spatio-temporelle des lisières entre champ et trois types de milieux adjacents (forêt, jachère, grande culture) dans leur utilisation par les abeilles ? Cette question est présentée sous forme d'un article en préparation.

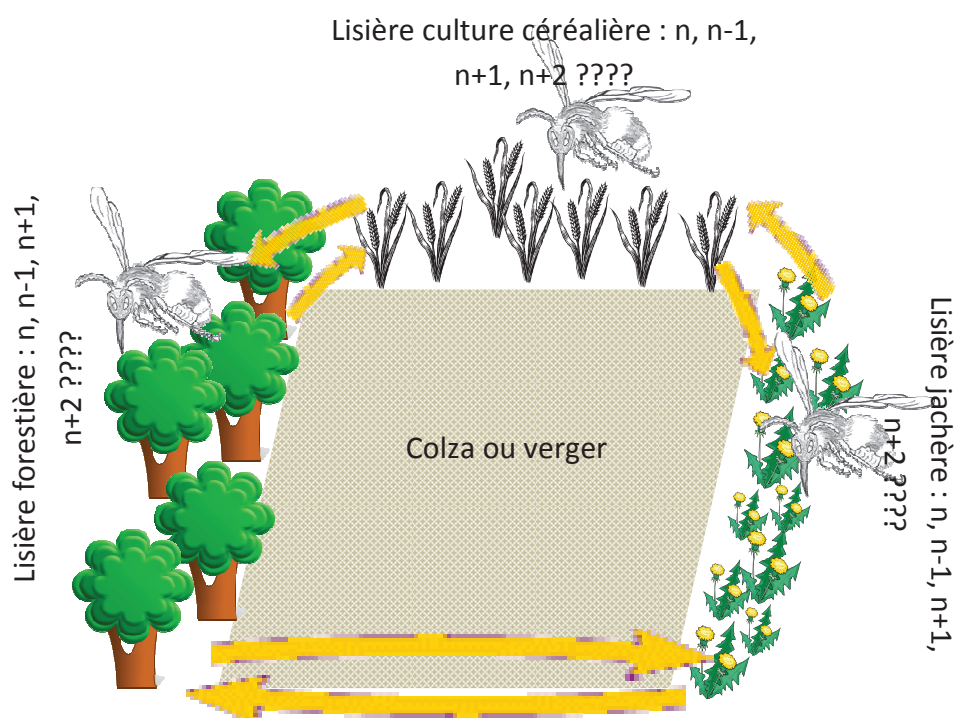


Figure 53: Questionnement du chapitre 5

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel dans ce chapitre.

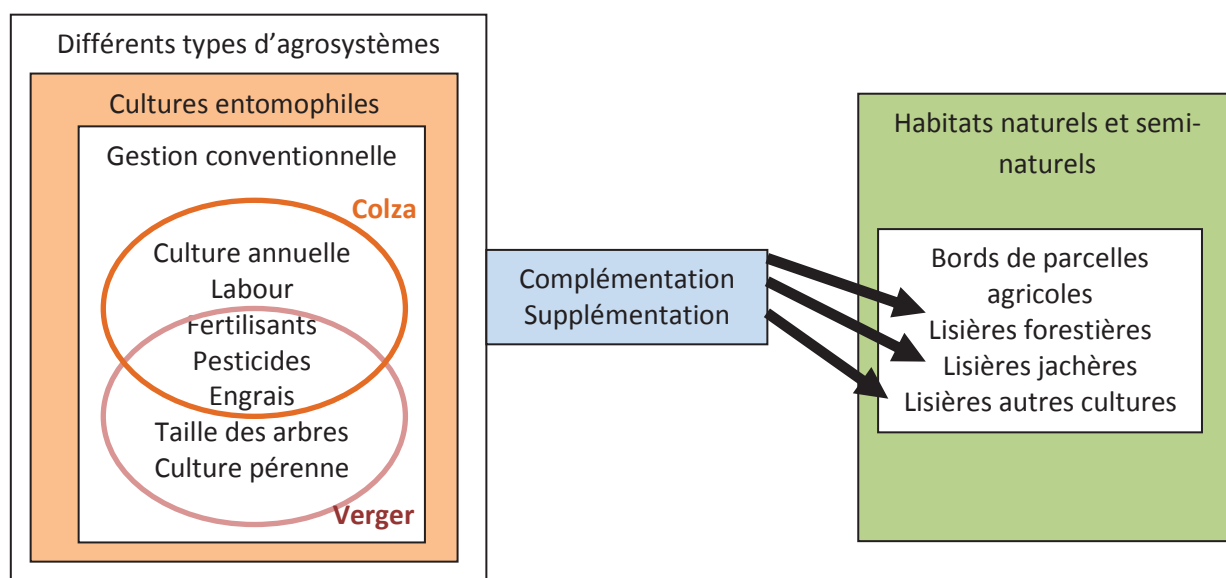


Figure 54 : Eléments composants le chapitre 5

Chapitre 6 : Les abondances d'abeilles observées dans les tranchées intra-forestières varient-elles selon les saisons en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ? Ces tranchées abritent-elles plus d'abeilles après la floraison du colza lorsqu'elles sont dans un contexte paysager riche en colza comparées à des tranchées dans un contexte paysager pauvre en colza ? L'intérêt des abeilles pour ces tranchées varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ? Ces questions sont présentées sous forme d'un chapitre rédigé en français.

Question 1 : Les abondances d'abeilles observées dans les tranchées intra-forestières varient-elles selon les saisons en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ?

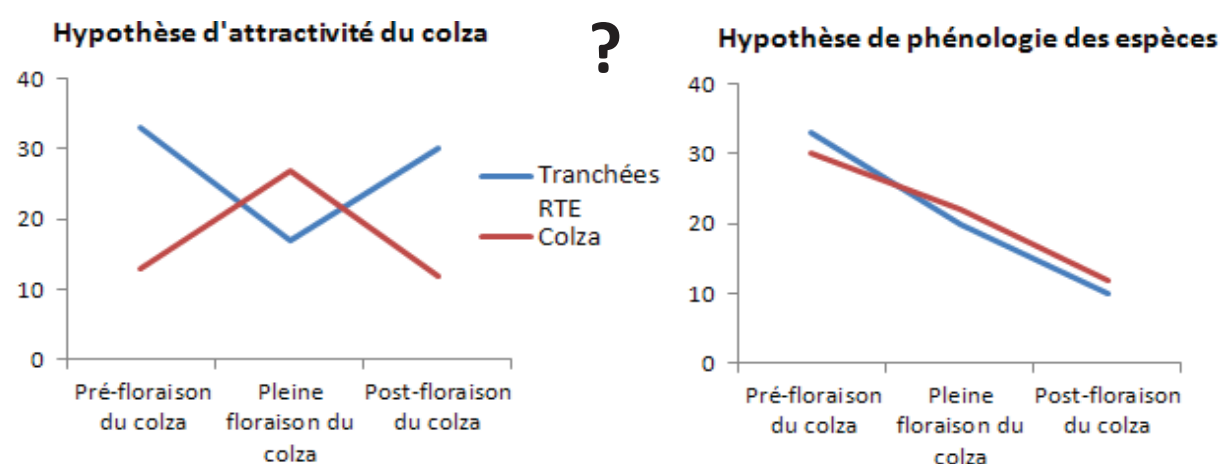


Figure 55 : Questionnement 1 du chapitre 6

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel pour ce questionnement.

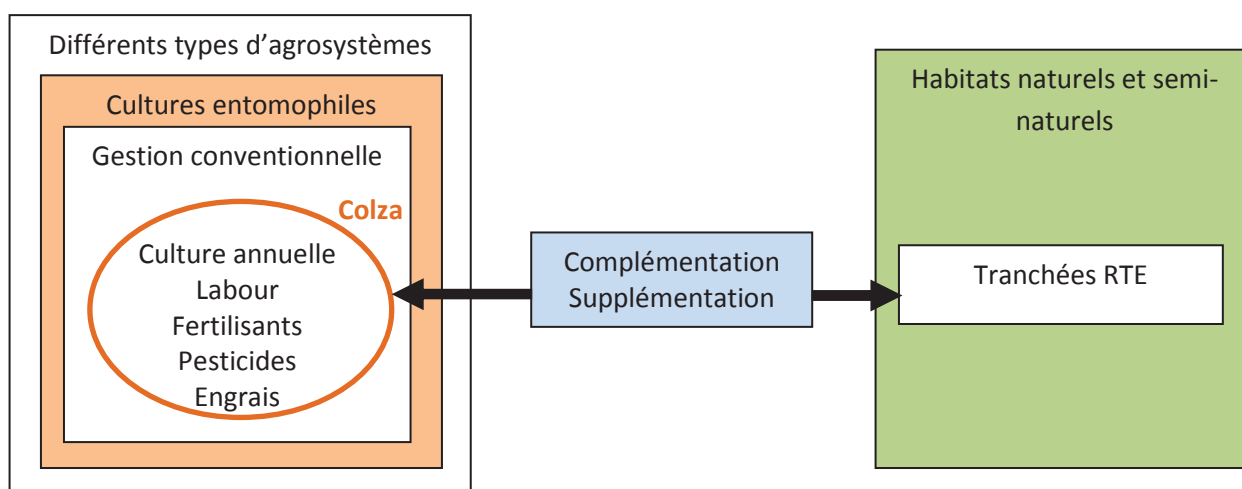


Figure 56 : Éléments composants le chapitre 6, questionnement 1

Question 2 : Ces tranchées abritent-elles plus d'abeilles après la floraison du colza lorsqu'elles sont dans un contexte paysager riche en colza comparées à des tranchées dans un contexte paysager pauvre en colza ?

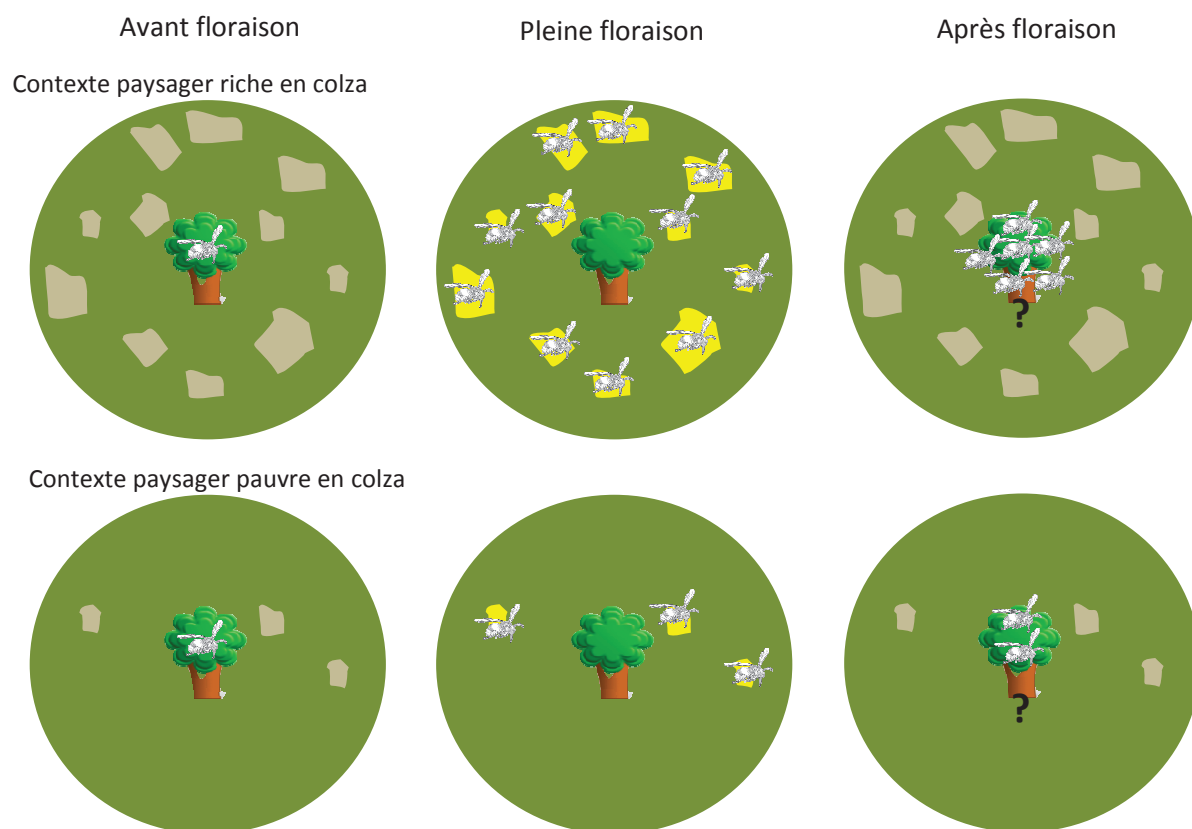


Figure 57 : Questionnement 2 du chapitre 6

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel pour ce questionnaire.

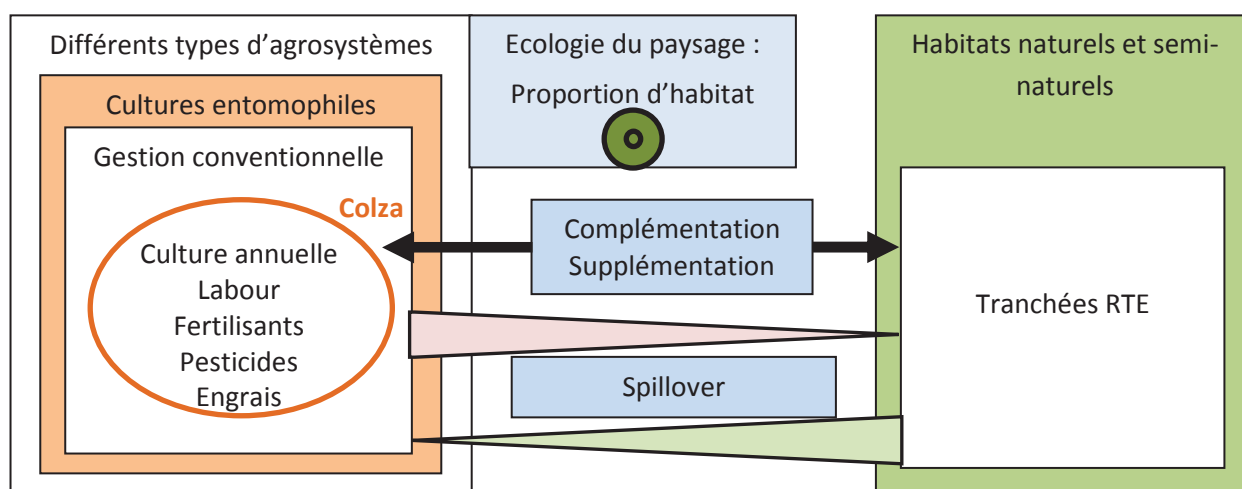


Figure 58 : Eléments composants le chapitre 6, questionnaire 2

Question 3 : L'intérêt des abeilles pour ces tranchées varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ?

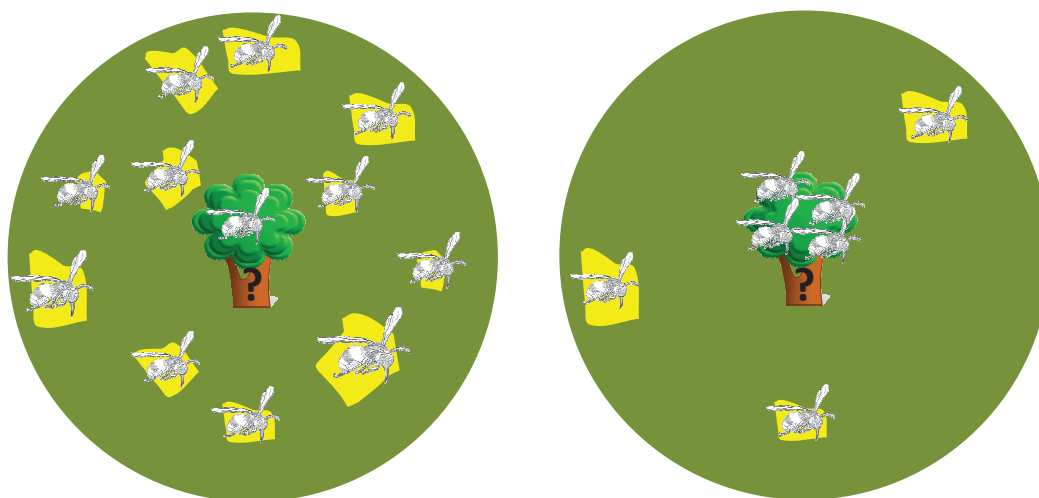


Figure 59 : Questionnement 3 du chapitre 6

Ci-dessous nous avons repris les éléments du schéma de compréhension général, présentés sur la figure 46, auxquels nous avons fait appel pour ce questionnaire.

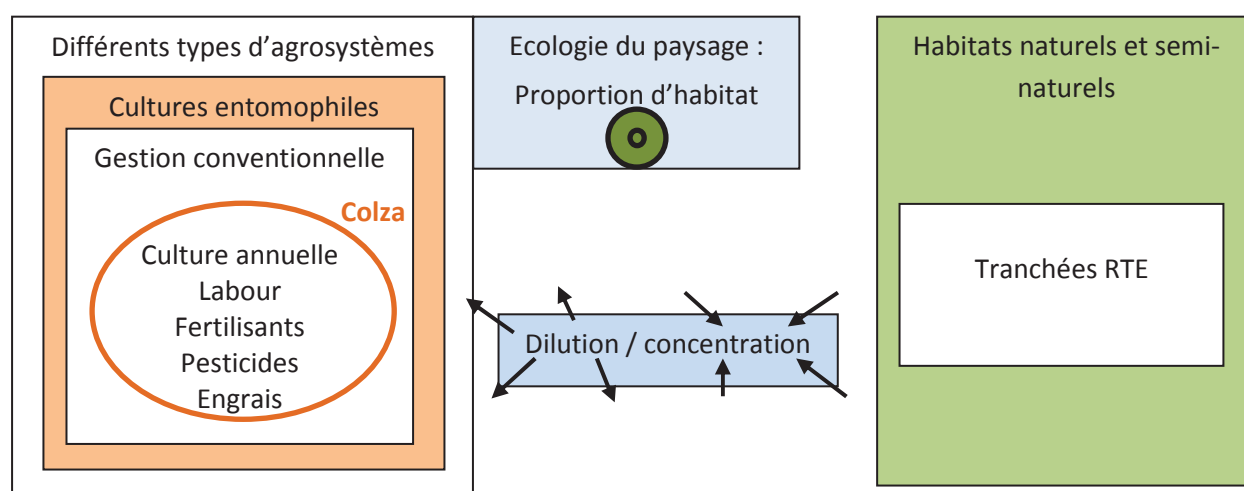


Figure 60 : Eléments composants le chapitre 6, questionnaire 3

Chapitre 7 : Discussion et perspectives

x. Chapitre 1: Synthèse quantitative

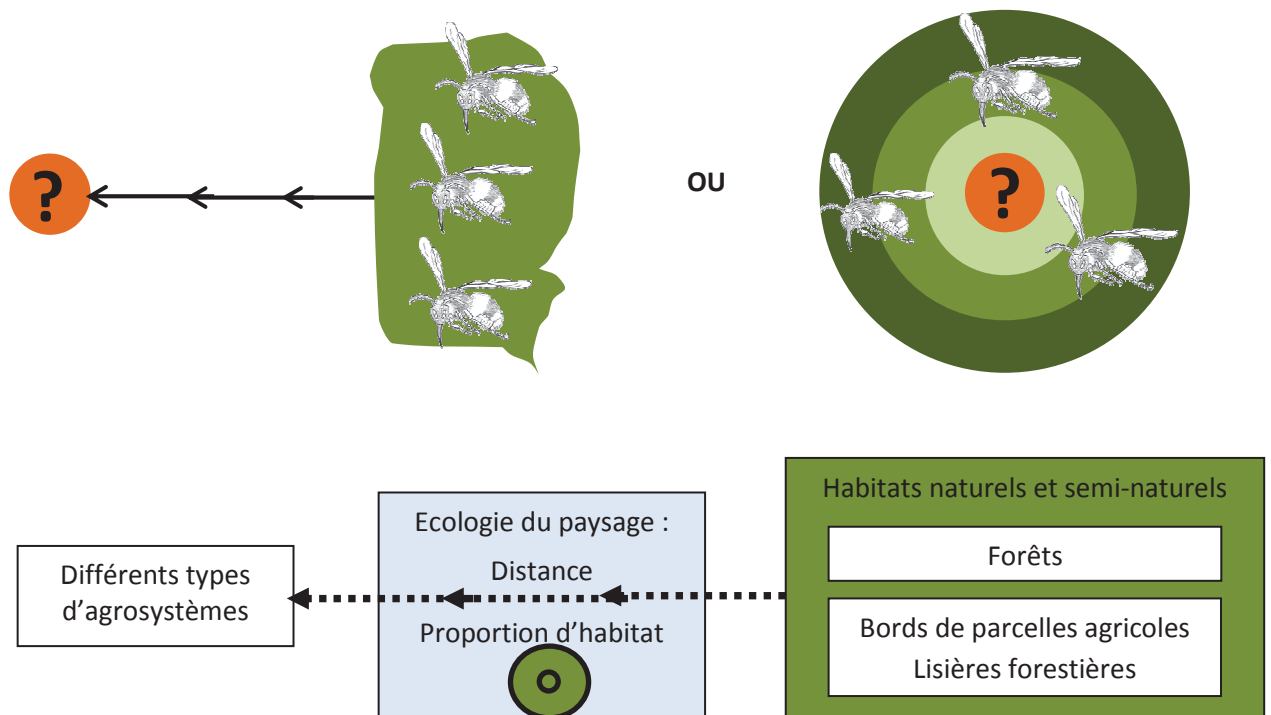
Are arthropod-mediated ecosystem services or dis-services driven by landscape forest cover or distance to forest edge in agricultural landscapes? (article soumis au journal : Agriculture, Ecosystems and Environment)

Bailey, S.*, Dufrêne, M.**, Roche, P.***, Bouget, C.*

*National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (irstea), 'Forest ecosystems' research unit, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

**Liège University, Gembloux Agro Bio Tech (Gx-ABT) Biodiversity and Landscape Unit, Passage des Déportés, 2, B 5030 Gembloux, Belgium

***National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (irstea), 'Mediterranean ecosystems and risks' research unit, 3275 route de Cézanne, CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France



Résumé

De nombreuses études ont étudié le rôle des habitats naturels ou semi-naturels dans le maintien des services écosystémiques (ou dis-services) à proximité des cultures. Cependant, elles ont rarement exploré l'importance d'un type d'habitat en particulier. Nous donnons ici un résumé des résultats de 69 études portant sur la façon dont les arthropodes des cultures réagissent à la variable « proximité de la forêt » ou la variable « proportion de forêt dans le paysage ». Les principaux objectifs de l'étude sont d'évaluer l'effet de l'habitat forestier sur les arthropodes bénéfiques et nuisibles aux cultures et d'évaluer laquelle de ces deux variables explique le mieux ce que l'on observe. Deux principaux services (pollinisation et lutte biologique) et un dis-service (dégâts dus aux ravageurs) sont explorés. Nous avons constaté que la présence d'arthropodes utiles dans la culture est influencée positivement par les habitats forestiers; les résultats n'étaient pas significatifs pour les arthropodes nuisibles. Nous avons également souligné que l'effet de la proximité de la forêt ou de la proportion de forêt dans le paysage dépend de trois paramètres principaux: (i) la capacité de dispersion des arthropodes, (ii) les exigences écologiques des arthropodes pendant la période d'étude, et (iii) le biome où l'étude a eu lieu. Cette étude est la première à résumer l'effet de l'habitat forestier sur les arthropodes des cultures. Elle promeut la protection des habitats forestiers dans la matrice agricole et peut aider les propriétaires et gestionnaires à mieux les prendre en compte pour maintenir durablement les services écosystémiques rendus aux parcelles agricoles.

Abstract

Many studies have investigated the role of natural or semi-natural habitats in maintaining ecosystem services (or dis-services) near cropland. However, they have rarely studied the importance of specific habitats independently. We provide an overview of the results from 69 studies related to how crop arthropods respond to forest proximity or forest proportion in the landscape. The main objectives of the study are to evaluate the effect of forested habitat on beneficial and detrimental arthropods and to assess whether the proximity of the forest or the proportion of forests in the landscape is the most explanatory driver of ecosystem services or dis-services made by arthropod diversity. Two major services (pollination and pest control) and one dis-service (pest damage) are explored. We found that the presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forested habitats; the results were non-

significant for detrimental arthropods. We also highlighted that the effect of forest proximity or forest proportion actually depended on three main parameters: (i) arthropod dispersal capacity, (ii) arthropod ecological requirements during the study period, and (iii) the biome where the study took place. This study is the first one to summarize the effect of forested habitat on crop arthropods. It supports protecting forested habitats in the agricultural matrix and may help landowners to better ensure sustainable agricultural ecosystem services.

Key-words: Ecosystem services, pest control, pollination, pest presence, forest proximity, forest proportion

I. Introduction

Global changes induces risk of biodiversity declines that have been documented in many places (Butchart *et al.* 2010), and several recent studies suggest that this can result in a decrease ecosystem functions and services (Isbell *et al.* 2011; Balvanera *et al.* 2006; Hooper *et al.* 2005). Among the factors responsible for the biodiversity decline, land use changes are particularly important, notably, the intensification of agriculture with the use of agro-chemicals, the increase in field size and crop specialization over large areas have resulted in a simplification of agricultural landscapes (Barnosky *et al.* 2012; Stoate *et al.* 2001; Kremen and Miles, 2012). These changes are important causes of the rapid decrease in biodiversity and ecosystem services in these landscapes (Robinson and Sutherland 2002). This paper clearly meets first three of the six targets of the European strategy for biodiversity conservation: (1) stopping the loss of biodiversity and (2) preventing the degradation of associated ecosystem services in (3) improving the contribution of agriculture and forestry.

Agricultural systems and their production services actually rely upon several ecosystem functions such as soil fertility, pollination or pest control. Pollination and pest control are two important ecosystem services strongly related with species diversity (Snyder *et al.* 2006, Hoehn *et al.* 2008). The first one has a positive impact on production services then the second one aims to control negative influence of species considered as pests. The direct negative influences of species, called di-services (Zhang *et al.* 2007), reduce productivity or increase production costs. The most important impacts are the destruction of biomass by herbivory focused in our

literature analysis but also the reduction of plant health and quality due to plant parasitism and/or reduction of water availability through competition for water (Zhang *et al.* 2007).

Crops actually support arthropod populations in the short term by providing abundant resources for a short seasonal period. For example, Westphal *et al.* (2003) and Herrmann *et al.* (2007) respectively showed that bumblebee abundance and offspring production were positively associated with the proportion of oilseed rape in the surrounding landscapes. However, the proportion of oilseed rape had no effect on reproductive units (queens and males) that emerge only after oilseed rape has bloomed (Westphal *et al.* 2009). These examples show the importance of complementary resources being available in the surrounding landscape throughout the arthropods' activity period (Kremen *et al.* 2007), which usually extend far beyond the "productive" period of the crop. Arthropod biological requirements cannot be fully met by the crop alone; indeed, they usually need several "partial habitats" where they can find suitable nesting and mating sites, alternative food resources and overwintering sites or shelter sites (Westrich 1996; Rusch *et al.* 2010). Very few species, mostly detrimental ones, can rely solely on the crop itself to finish their life cycle (Alford *et al.* 2003). Recent studies have shown the importance of natural or semi-natural habitats like "beetle banks" in sustaining both beneficial and detrimental arthropods near crops (Garibaldi *et al.* 2011; Bianchi *et al.* 2006). Non-crop habitats actually act as arthropod source habitats from which agricultural fields are invaded. A forested area or a forest edge can be such a source habitat. The availability of untillied soil, dead trees, cavities, burrows, litter etc. can provide arthropods with numerous nesting sites, mating sites, overwintering sites or shelter sites. Moreover, the understory and the forest edge provide cover containing flowering plants and wild trees that allow arthropods to find alternative floral resources, preys or hosts.

Based on a literature review and on personal field observations we have identified six statements reflecting common expectations that we want to verify.

We want first to evaluate (S1) that the presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forest proximity (distance to forest) or/and forest proportion (surrounding landscape forest cover) around the field while the opposite is observed for detrimental arthropods. More details on arguments justifying this statement are available in Table 1. Studies usually consider the effect of either forest proximity or forest proportion on arthropod populations or their services and dis-services. However, the forest proximity variable

may reflect the impact of the forest edge only while the forest proportion variable reflects both the effects of the inner forest and the forest edge. In temperate ecosystem we hypothesize (S2) that the forest proximity has a greater effect than forest proportion since the forest edge may be the only suitable part of the forest for the arthropod studied. In the other studied biomes (Mediterranean and Tropical) we hypothesize that there will be no differences between the two variables since the microclimatic conditions and the forest structure of the whole forest area might be suitable. We also suggest (S3) that the forest proximity has a greater effect on wild bees and pest control species (predator and parasite) according to their ecological requirements while the honeybee, *Apis mellifera*, is evenly positively affected by both variables because the feral honeybee nests in large woody cavities that can be found in the forest edge and the inner forest or not significantly affected by both variables because the domesticated honeybee actually rely on bee hives. We also investigate (S4) if specialist species (parasite of pest species) are more affected by the forest variables than generalist species (predator of pest species) since specialists are more sensitive to changes in the landscape. More details on arguments justifying these statements are available in Table 1. The effect of forest proportion on arthropods was studied at different landscape scales in all the studies we registered. We want to assess (S5) the relevance of some scales depending on the service studied (Table 1). Finally, we hypothesize (S6) that direct measurements of the ecosystem (dis)-services (yield measure) are more affected by the presence of forest than indirect measurement (species abundance and richness) since the decrease in yield resulting from the loss of an appropriate species not necessarily induces a decrease in richness or abundance thanks to species turnover (Table 5).

II. Materials and Methods

1. Selection of relevant literature

Our approach was to use databases such as Scopus or Web of knowledge, supplemented with the addition of material previously known to us or suggested by colleagues in order to create the corpus of published document. We selected the published materials that linked one

landscape element - the forest - and one part of the biodiversity - arthropods to crops or agricultural landscapes.

We selected studies that investigated the impact on arthropod activities of forest proximity or forest proportion in the agricultural landscape because these variables were the ones most commonly explored. For example, we found no studies dealing with the effect of forest edge linear length at different landscape scales. We tracked down all the literature on this topic, selecting papers in databases by using the following key-words and their combinations: “bee”, “pest control”, “pest”, “pollinators”, “forest”, “forest edges”, “agricultural landscape”, “ecosystem services”, “arthropods”. Reference lists from each paper were systematically examined for additional suitable papers that were then incorporated into the bibliographic database. Seventy-six papers were selected in the comprehensive review. Most of the selected references concerned pollination (n=41 studies for 47 crops studied); followed by pest control (n=31 studies for 33 crops studied) and only 11 studies concerned pests themselves (with 11 crops studied). We eliminated those studies that did not properly investigate the effect of forest proximity or proportion of forested habitat on agricultural arthropods; we thus retained 30 studies referring to pollination, 28 referring to pest control and 11 referring to pests in the detailed analyses of their results (table 6). The oldest study selected was published in 1977 and referred to pollination; then no relevant studies were found until 1994. Apart from the 1977 study, all the studies on pollination were published after 2002; this indicates a growing interest in pollination services, probably sparked by *Apis mellifera* colony collapse disorder which appeared in several countries during the 90’s and the documented decline of wild bee populations (Biesmeijer *et al.* 2006). Only one study dealt exclusively with the response of non-bee species so we did not include it in our analyses. For pest control, we found studies from the 90’s onward with a majority between 2001 and 2013. Interestingly, pest control species were not systematically linked to a specific pest; indeed, no pests were mentioned in 14 studies. Finally, we only found a few adequate studies on pests, all published from 2000 to 2012, and linked to a variety of crops.

2. Data treatment and calculations

We classified the data from the selected literature according to five criteria: (i) service (or dis-service) type, (ii) biome, (iii) crop type, (iv) direct or indirect measurements of arthropod activity, and (v) type of measurement. We considered the following sampling methods to be direct measurements of arthropod activity: flower visits, pollen deposition on stigmas, pollen tubes in the style, fruit or seed set, fruit shape, number of predated eggs or other predated stages, number of parasitized eggs or other parasitized stages, pest actually on or in the plant, seed predation and observations of physiological damage to the plant. These arthropod activities were then further classified into different categories: general activity (flower visits, pest actually on or in the plant, seed predation), predation (number of predated eggs or predation on other stages), parasitism (number of parasitized eggs or other parasitized stages), pollination (pollen deposition on stigmas, pollen tubes in the style), production (fruit or seed set, fruit shape) and symptom (observation of physiological damage to the plant). We considered the following sampling methods to be indirect measurements of arthropod activity: pan traps, transects, trap nests and sticky grids. All of these methods were included in one category: ecology of communities. For each study we counted positive, negative and non-significant results according to the type of measurement. In other words, for a given study, if four types of measurement were used to evaluate the impact of forest on the services or dis-services studied, we reported four different results (supplemental materials 1). For pollination, we separated *Apis mellifera* responses from wild bee responses, and for pest control, we distinguished parasitism from predation.

To avoid classical autocorrelation processes between abundance, species richness and diversity indicators, we reported only one result when they are all going in the same sense (positive or negative) and two results (positive and negative) when their behavior is different (supplemental materials 1). When the studies involved models, we considered the response to be positive when the best model included wooded habitat and non-significant when the best model did not include wooded habitat. Then, we explored the gradient of forest proportion at 5 different landscape scales by distinguishing the results from each spatial scale studied (0-500m; 501-1000m; 1001-1500m; 1501-2000m; 2001-5000m). Unfortunately, the gradient of forest proximity varied too greatly among studies to be studied.

“Vote counting” approaches comparing significant to non-significant results suffer from a well-known publication bias, since non-significant results have less chance to be published (Gurevitch and Hedges, 2001).

We here aimed at comparing positive and negative results, using a standard binomial test to calculate significance of their difference. To test the difference between forest proximity and forest proportion, we performed a Wilcoxon rank sum test (two categories) or a Kruskal-Wallis test (more than 2 categories).

III. Results

1. The presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forest proximity or/and forest proportion around the field while the opposite is observed for detrimental arthropods (S1)

For pollination, pest control and pests, around half of the published results were non-significant (44/85, 32/64 and 10/20 respectively). All results are detailed on table 7.

1.1 Pollination

The statement 1, which assumes that pollination service is positively affected by forest, is confirmed by most of the analyses (17/21). The non-significant results are characterized by very small sample size (12, 8, 6, 6).

1.2 Pest control

As for pollination, the pest control service is positively affected by the forest in one half of the analyses (12/22). Six expected results have a probability lying between 5 and 10%, five results are characterized by less than 10 samples and one is not significant (N = 12).

1.3 Pest presence

The statement one, which assumes that pest presence dis-service is negatively affected by forest, is not confirmed by the analyses (12). Eight results are characterized by less than 10 samples and the other four results are not significant.

2. In temperate ecosystem, forest proximity has a greater effect on studied arthropods than forest proportion while it is not the case in Mediterranean and Tropical biomes (S2)

We found a large proportion of non-significant results for pollination, pest control and pests (30/49, 21/43 and 9/16 respectively). All results are detailed on table 8.

2.1 Pollination

Contrary to what we expected in statement 2 the Wilcoxon rank sum test showed no significant difference between the responses to forest proximity and proportion (p-value: 0.193) in the temperate biome.

In tropical biome the Wilcoxon rank sum test shows no significant difference between the responses to proximity and to forest proportion (p-value: 0.856) as expected in statement 2.

2.2 Pest control

As for pollination, the Wilcoxon rank sum test showed no significant difference between the responses to forest proximity and proportion (p-value: 0.543) in the temperate biome contrary to what we expected in statement 2.

In Mediterranean biome, forest proximity data and forest proportion data are characterized by less than 10 samples so we cannot conclude.

We were unable to compare the effect of the two variables (forest proximity and proportion) in the tropical biome because we only had results for forest proximity.

2.3 Pest presence

For pest presence, we were able to compare the effects of forest proportion and forest proximity in the temperate biome, but with only three results for the effect of forest proximity (hypothesis 6) so we cannot conclude.

3. Forest proximity has a greater effect on wild bees and pest control species (predator and parasite) while *Apis mellifera* is evenly affected by the two variables (S3).

For pollination and pest control, the proportion of non-significant results (36/73 and 18/35 respectively) was greater than either positive or negative results. All results are detailed on table 8.

3.1 Pollination

Contrary to what we expected in statement 3, the Wilcoxon rank sum test showed no significant difference between the responses to forest proximity and proportion (p-value: 0.871) for the wild bees.

Unfortunately, for *Apis mellifera*, forest proximity data and forest proportion data are characterized by less than 10 samples so we cannot conclude.

3.2 Pest control

As for pollination, the Wilcoxon rank sum test showed no significant difference between the responses to forest proximity and proportion for the predator species (p-value: 0.955) contrary to what we expected in statement 3. For parasite species, forest proximity data is characterized by less than 10 samples so we cannot conclude.

4. Specialist species (parasite of pest species) are more affected by the forest variables than generalist species (predator of pest species) (S4).

Contrary to what we expected in statement 4, the Wilcoxon rank sum test showed no significant difference between the responses of predators and parasites arthropods to forest proportion (p-value: 0.535).

For the effect of forest proximity, parasite species data is characterized by less than 10 samples so we cannot conclude. All results are detailed on table 8

5. Some scales are more relevant when studying the effect of forest proportion on ecosystem (dis)-services (S5).

For pollination and pest control, more than half of the published results were non-significant (118/162 and 45/81 respectively). All results are detailed on table 8. We do not show the results for individual pest species because of insufficient data.

5.1 Pollination

In accordance with statement 5, the 0-500m scale had the most positive results (30.8%), followed by the 1000-1500m scale (30%). However, the Kruskal-Wallis rank sum test showed no significant difference between responses at the different scales (p-value: 0.241).

5.2 Pest control

In agreement with statement 5 and similar to the results for pollination, the 0-500m scale had more positive results (46.2%). Again, the Kruskal-Wallis rank sum test showed no significant difference between the responses at the different scales (p-value: 0.981).

6. Direct measurements of the ecosystem (dis)-services are more affected by the presence of forest than indirect measurement (S6)

6.1 Pollination

The statement 6, which assumes that direct measurements of the ecosystem (dis)-services are more affected by the presence of forest than indirect measurement, is confirmed by the Wilcoxon rank sum test (p-value: 0.035) for the forest proportion variable.

The effect of forest proximity on direct measurement is characterized by less than 10 samples so we cannot conclude. All results are detailed on table 8.

6.2 Pest control

Contrary to pollination, statement 6 is not confirmed by the Wilcoxon rank sum test (p-value: 0.450) for the forest proportion variable.

The effect of forest proximity on direct measurement is characterized by less than 10 samples so we cannot conclude. All results are detailed on table 8.

6.3 Pest presence

For both the effect of forest proportion and forest proximity, the samples are characterized by less than 10 samples so we cannot conclude (table 8).

IV. Discussion

1. The presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forest proximity or/and forest proportion around the field while the opposite is observed for detrimental arthropods (S1)

In our study, we found that around half of the published results were non-significant for pollination and pest control. Among the remaining results, we found more positive results for

pollination (42.4%) and pest control (45.3%) than negative results (0.01% and 4.7% respectively) as we expected. These trends were confirmed by statistical analyses. These are consistent with several studies (Denys and Tschardtke, 2002; Marshall, 2004; Thomas *et al.*, 2002) that studied the positive impact of different natural habitats. However the particularity of our study is that we focused on forested habitats. These habitats may present several advantages that may not fallows or field margins. The beneficial effects of forested habitat for pest control species, include the provision of more alternative hosts and prey populations (Marino *et al.* 2006, Hawkins and Lawton 1987 and Askew 1980 in Marino and Landis 1996). For both pest control species and pollinators they provide alternative sources of pollen and nectar (Marino and Landis 1996), shelter and overwintering areas (Roume *et al.* 2011) or appropriate nesting and mating site (Bailey *et al.* 2014).

Nevertheless, it is true that natural habitats can also benefit pest species, thereby increasing pest populations by providing alternate food resources or shelter, as for beneficial arthropods (Rusch *et al.* 2010). In our study we actually found more negative results for pests (35%) than positive results (15%) but this trend was not confirmed by statistical analyses.

These results highlight the difficulty of proposing agricultural landscapes that would favor auxiliaries over pest species and the importance of understanding the complex ecology of these organisms and their interactions with potential resource subsidies (Lavandero *et al.* 2006). For example, in cotton farms in Australia, Perovic *et al.* (2010) found that the minor cotton pest and two generalist predators were positively related to the area of non-crop land use. The pest species and one of the predators were both favored by grassland. In contrast, non-crop woody vegetation was found to be most favorable for both predators, while it did not favor the pest species. In this case, woody vegetation is a key landscape element to be promoted for efficient biological control of the cotton pest.

2. In temperate ecosystem, forest proximity has a greater effect on studied arthropods than forest proportion while it is not the case in Mediterranean and Tropical biomes (S2).

We hypothesized that arthropods would respond differently to forest proximity or forest proportion depending on the biome. In temperate biome, where we predicted that forest

proximity would present more positive results than does the forest proportion, the statistical analyses revealed no differences between the 2 variables. However, in studies where the agricultural matrix is dominant in the landscape as in most of the studies we found, forest proportion and forest edge linear length may have a linear relationship and explained why we didn't find any differences between the 2 variables. It could be also due to the lack of data we've got for forest proximity in this biome. Indeed in temperate ecosystem the inner forest might not be suitable for the focused arthropods because of inappropriate micro-climatic conditions and the way forests are managed (see table 5).

On the contrary we predicted that in Mediterranean (or sub-arid) and tropical biomes, the comparison of forest proximity and forest proportion would show no differences because the inner forest usually offers a more diverse structure and appropriate micro-climatic conditions (see table 5). This expectation was confirmed by the statistical analyses but again these results were based on few data.

Then, we recommend that future studies include the linear length of forest edges as an explanatory variable for arthropod abundance or richness in a given landscape rather than only the forest area or that data should be reanalyzed using both variables. For example, in a temperate biome, Steffan-Dewenter *et al.* (2002) divided the forest into a core area and a forest margin (10m deep boundary) to evaluate the effect of landscape context on three pollinator guilds. They only included the forest margins as the semi-natural habitat in their tests. Their results may have differed if they had included the core area in their analyses.

The temporal scale is also a key to understanding the interactions between species and their environments. The inner forest or the forest edge might not provide interesting habitats throughout the year, even more so in temperate or semi-arid ecosystems where there is a strong seasonal effect. In temperate ecosystems, some studies showed that bees were negatively associated with the extent of forest cover in the surrounding area (Winfree *et al.* 2007, Romey *et al.* 2007) while other found the opposite (Watson *et al.* 2011). Similarly, in semi-arid ecosystem, Hannon and Sisk (2009) found that both agricultural fields and hedgerows were better foraging habitats for bee than either woodlots or native woodlands while Aizen and Feinsinger (1994) found that bee species richness was significantly lower in agricultural fields than in fragmented or contiguous mesquite woodland. One of the important differences among these studies is that Winfree *et al.* (2007), Romey *et al.* (2007) and Hannon and Sisk,

(2009) included bees collected during both mid and late summer while Aizen and Feinsinger (1994) and Watson *et al.* (2011) included bees collected only during spring.

Contrary to a tropical biome where the abiotic conditions do not change strongly, in temperate or semi-arid biomes the canopy cover varies greatly depending on season as does the sunlight filtering down to the understory. At least during spring, the understory can be covered with flowering plants. More particularly in semi-arid biome the spring also allowed trees to bloom before the dry season. The blooming of wild trees such as *Prunus spp*, *Castanea sativa* or *Salix spp* mostly occurs along forest edge, thereby allowing bees and other arthropods to find alternative floral resources prior to crop blooming. Other arthropod ecological requirements can be filled in spring by forest elements. Indeed, several species have found sites for hibernation or nesting in dead trees or branches, litter and untilled soil. They will emerge in spring and then return to the forest as a refugee when the weather does not allow them to forage or mate. According to Bailey *et al.* (2014), forest edges may be an important nesting or mating site for an abundant group of spring pollinators in France, the *Andrenidae*. Several studies working on pest control species have also mentioned that a number of species regarded as preferring fields or other open habitats are likely to use the woodland edge zone as an overwintering site (Bedford and Usher, 1994; Menalled *et al.* 1999; Elliott *et al.* 2002a). The quality of the overwintering site is actually very important because it will determine the presence of pest control species or pollinators early in the spring, thus increasing the chances of keeping pest populations below damaging levels (Tenhumberg and Poehling, 1995) and ensuring good pollination of the crops nearby.

Forest edge orientation might also have an effect on arthropod communities for climatic and food reasons. For example, Bailey *et al.* (2014) found that bee distribution patterns from forest edge to crop center were affected by forest edge orientation. For Sarthou *et al.* (2005), adult females of *Episyrphus balteatus*, a syrphid fly and major aphid predator, overwinter along southern edges of fragmented forests and at final larval stage, along northern edges where aphids develop in the fall.

3. Forest proximity has a greater effect on wild bees and pest control species (predator and parasite) while *Apis mellifera* is evenly affected by both variables (S3).

In our analysis, we investigated *Apis mellifera* separately from wild bees because of the debate about their relative contribution to the pollination service (Ghazoul 2005; Garibaldi *et al.* 2013). Moreover, they are usually separated in studies since *Apis mellifera* is largely used and managed to pollinate a diversity of crops around the world while the other bees usually aren't. We found a positive impact of forest on wild bees but not on *Apis mellifera* although in the case of feral honeybees they need large woody cavities to nest. However, that could be due first to the lack of results found for *Apis mellifera* or to the importance of actual domesticated honeybee, in the different studies, which only rely on bee hives to nest. Furthermore, wild bees were not differently affected by forest proximity or forest proportion contrary to what we expected according to their biological requirements (see table 6). As wild bees, pest control species (predators and parasites) arthropods were not positively affected by forest proximity compared to forest proportion (see table 5). Actually the terms wild bees and pest control species include species with ecological requirements, resource specialization, behavior, dispersal capacity and period of activity very diversified (Michener 2007). Then the effect of forest proximity or forest proportion on these arthropods will depend on the time of the study (see § IV.2 above) and the identity of the species studied (Tscharntke *et al.* 2007, Bommarco *et al.* 2010, Rollin *et al.* 2013).

4. Specialist species (parasites of pest species) are more affected by the forest variables than generalist species (predators of pest species) (S4).

We separated parasite from predator responses according to their food diet and the literature we already found on the positive effect of late successional habitats for parasites in particular (see table 5). Unfortunately, in our study, we found only a few results about the effects of forest proximity and forest proportion on parasites; it was therefore impossible to conclude that parasites depend more on woody vegetation than predators do. According to Tscharntke *et al.* (2005a, 2007), other characteristics of species, such as their longevity, reproductive capacity, dispersal ability must also contribute to their sensitivity to landscape variables.

Moreover, the different sampling methods in the studies we inventoried usually involved collecting the adult stage during the period of crop “productivity”, not larval stages while these stages might actually be the ones that woody habitats benefits to (Roume *et al.* 2011). To conclude, studies that would take into account several biological species traits and species responses measured at different landscape scales for different development stages, are still needed.

Nevertheless, the conservation of both generalist and specialist control species is a key to maintain a high level of natural pest control in the long term (Tscharntke *et al.* 2005b, Letourneau *et al.* 2009, Macfadyen *et al.* 2011).

5. Some scales are more relevant when studying the effect of forest proportion on ecosystem (dis)-services (S5)

For pollination service, we observed more positive results at the 0-500m and 1000-1500m scales while we observed more negative results at 1500-2000m and 2000-5000m. However, as for pest control species, this trend was not confirmed by statistical analyses.

This pattern can be explained because communities consist of species with different life history traits such as dispersal ability or habitat and resource needs. Most of the selected papers looked at a global insect community response and did not separate the different insect groups according to their biological traits or taxonomic level. For example, the results in several of the papers studying pollination where bee response variables were divided into several groups according to their biological traits or taxonomic level, varied between groups in the same study site (Klein *et al.* 2003a, Arthur *et al.* 2010, Ricketts 2004, Kremen *et al.* 2004, Greenleaf and Kremen 2006a, Blanche *et al.* 2006, Brosi *et al.* 2007, 2008, Taki *et al.* 2010, Watson *et al.* 2011, Bailey *et al.* 2014). Even if we didn't highlight in particular one landscape scale that would favor bee pollinators, several studies showed that bee flying capacity may be limited over 1500m and only the biggest species may be able to fly that far (Gathmann and Tscharntke 2002, Knight *et al.* 2005). Furthermore, bees are central place foragers, which mean that the females return systematically to their nest to supply larvae with floral resources (Michener, 2007) so their movements in the landscape are even more limited. For pest control service the importance of non-significant results is also most likely related to species dispersal ability and behavior

(Dunning *et al.* 1992, Taylor *et al.* 1993). Contrary to the pollination service where we only pooled results from bees, pest control species included results from a wide variety of taxa. The efficiency of this service also depends on the dispersal capacities of crop pests since they may not experience the landscape at the same spatial scale (Eilers and Klein 2009).

For all the arthropods studied, the landscape configuration may also impact their dispersal capacities since some landscape elements might facilitate or counteract their movements in the landscape (Bhar and Fahrig 1998, Cranmer *et al.* 2011, Krewenka *et al.* 2011).

Finally, when we want to maximize ecosystem services and reduce inputs by increasing the population level of beneficial organisms, it is crucial to know their ecological requirements during the whole life cycle, their interactions with other organisms and their dispersal capacities according to landscape complexity.

6. Direct measurements of the ecosystem (dis)-services are more affected by the presence of forest than indirect measurement (S6)

We felt that direct measurements of services or dis-services may be more sensitive to the landscape context than indirect measurements (see table 5) but this was statistically proved only for pollination.

For example, in France in the 70's, the cultivation of a new variety of (tetraploid) clover in order to increase biomass production (elongated leaves), paradoxically resulted in a ten-to-fifteen-fold decline in yield (Tasei, 1984) because only one of the six bumblebee species present on the site had a tongue long enough to pollinate its flowers with their extended corolla. In this case, the direct measurement of the pollination service, the yield, is immediately affected by the changes while the indirect measurement may not be if we only look at the bee abundance or the species richness, and not at the bee identity.

We also looked at the way we actually separated direct from indirect measurements. For example, Chacoff *et al.* (2008) examined the quantitative and qualitative efficiency of honeybees as pollen vectors in grapefruit crops by counting pollen receipt and pollen tubes in styles (direct measurements). They observed that both declined with distance from the forest without affecting fruit set (a third so-called direct observation). In this example, the final yield showed a contrasted response compared with the two other direct measurements. Actually,

the “true” direct measurement of the service in this case would have been the final yield (fruit set). If we had done that, this example would have indicated that indirect measurement was negatively affected by the distance from the forest while direct measurement was not. Then this result would have showed the opposite of what we expected since the pollen tubes in the styles (indirect measurement), though fewer in number, always provided sufficient fruit pollination (direct measurement).

Finally, we recommend that whenever possible, different types of measurements of the services or dis-services should be used to understand what’s really happening in the ecosystem.

7. Implications for ecosystem services conservation and agricultural landscape management

The objectives of this review were to evaluate : (i) the effect of forested habitat on beneficial and detrimental arthropods and (ii) which of two landscape variables, forest proximity or forest proportion, is the most effective for assessing ecosystem services or dis-services rendered by arthropods. We found that the presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forested habitats but we didn’t prove the opposite for detrimental arthropods contrary to what we expected. We also highlighted that the associated effects of the forest variables studied (forest proportion and forest proximity) actually depend on three major parameters: (i) arthropod dispersal capacity and landscape scales, (ii) arthropod ecological requirements within the biological cycles during the time of the study and (iii) the study biome with subsequent variations in macro-climatic conditions and forest structure.

To better understand the interest of forest area for the arthropods studied, we suggest that studies working on the effect of the landscape matrix on arthropods should divide the forest area variable into two different variables: proportion of forest core area and proportion of forest margin or forest edge linear length. Indeed, the micro-climatic conditions of these two parts of the forest are different and should be considered as two different habitat types. We chose not to include the effects of hedges which actually represent an extreme linear forested habitat but as for the forest area their effects varied in time and should be further investigated (Hannon and Sisk 2009, Lye *et al.* 2009).

In this review, we focused on studies assessing the importance of forested habitats as a source of beneficial or detrimental arthropods. However we could have integrated studies that dealt with other interest of the forest. For example, forest patches are also considered as corridors, landmarks or barriers (Bhar and Fahrig 1998, Cranmer *et al.* 2011, Henry *et al.* 2012). They're known to provide additional ecosystem services such as soil quality improvement, water regulation (Tsonkova *et al.* 2012) and wind breaks (Brandle, Hodges and Zhou 2004) but they might also diminish crop production because they compete with crops for sunlight, nutrients or water (Huth *et al.* 2010, Sudmeyer and Speijers 2007). Then, whichever part of the ecosystem we focused on, we would have underlined some conflicts between cultivated and forested land within farms. However, we conclude that the loss in crop yield induced by forested area should always be weighed against the potential ecological benefits gained, as the presence of pest control species and pollinators near the crop, and the economic benefits gained which result from it. Indeed, the conservation of ecosystem services will allow farmers to reduce their use of inputs and promotes the development of more sustainable systems.

Finally, we recommend that woody habitats must be maintained in agricultural landscapes with other semi-natural habitats (Ricketts *et al.* 2008) and should be well integrated into the agricultural matrix (Bianchi *et al.* 2006) to provide all the resources arthropods need to complete their life cycle according to their dispersal capacity. In our study we often suggested that the forest edge might be the most beneficial part of the forest area for the arthropods we studied, at least in temperate ecosystems. However, it could be that a forest with an important core area is likely to offer an important amount of shelter from wind or rain and are warmer at night because they reflect infrared radiation (Robert *et al.*, 1976). Then, it is woody habitats of different shapes and sizes that should be preserved. Furthermore, forest edges are generally abruptly managed in the majority of European agricultural landscapes while the best edges to promote beneficial arthropods and biodiversity are untidy, merging gradually into the field, with scrubby bushes and brambles. In this way they'll support a wide diversity of flowering plants and trees that offer alternate resources, and by maintaining a complex vertical structure, they'll also provide nesting sites, mating sites, hibernating sites or shelter to a great diversity of organisms (Mandelik *et al.* 2012).

To conclude, well-managed forest edges with other semi-natural habitats should be integrated into the agro-ecological practices promoted through European agro-environmental schemes to maintain a diversity of ecosystem services in the long term.

Acknowledgements

We greatly thank Vicki Moore for checking the English language. This research was funded by the French Ministry in Charge of the Ecology through the BGF program (convention Bilisse 10-MBGD-BGF-4-CVS-084, n°CHORUS 2100215042). Part of this work was also funded by two grants from Irstea and the “Conseil Regional du Centre”.

Table 5: Explanations of the 6 statements

Hypotheses	Explanations	References
S1 : the presence of beneficial arthropods in the crop is positively influenced by forest proximity or/and forest proportion around the field while the opposite is observed for detrimental arthropods	Natural habitats house a larger proportion of neutral and beneficial arthropods than they do detrimental arthropods.	Denys and Tscharntke, (2002); Marshall (2004); Thomas <i>et al.</i> (2002)
	Auxiliary species (ie. parasitoids of crop pests) may be more dependent on the resources provided by semi-natural areas than the pest species themselves, which are often able to complete most of their life cycle in the crop.	Alford <i>et al.</i> (2003)
	Beneficial arthropods often show an activity period longer than the life cycle of the crop so they need other habitats to complete their life cycle.	Westphal <i>et al.</i> (2003, 2009).
	Several studies suggested that later successional habitats provide more abundant food sources for pest control species than early successional habitats.	Marino and Landis (1996); Marino <i>et al.</i> (2006) ; Hawkins and Lawton (1987); Askew (1980) in Marino and Landis (1996)
S2: In temperate ecosystem, forest proximity has a greater effect on studied arthropods than forest proportion while it is not the case in Mediterranean and Tropical biomes.	Arthropods are thermophilous organisms that prefer warm, well exposed areas, particularly at the beginning of their activity cycle.	Michener (2007)
	Temperate forests are often managed to offer a continuous forest habitat, usually dominated by non-flowering plants such as tree saplings. Then, forest proximity could be expected to give more relevant results than forest proportion which include the inner forest, in this case.	Personal obs.
	In Mediterranean or semi-arid biomes, forests usually have a more diverse structure with open areas where flowers or bushes can bloom at different moments during the year. These forests can also provide refuge for some species during the hottest hours of the day. Then in these biomes, the inner forest might also be suitable habitat for arthropods. We expect the same in tropical biomes where the agricultural land is of recent anthropogenic origin. The forest is usually considered to be the source of the fauna. Some "interior" species are known to be able to disperse into adjacent open habitat (ie <i>Melipona</i> sp bees). In these case, both the inner forest and the forest margins can be of great importance for ecosystem (dis)services.	Personal obs. Priess <i>et al.</i> (2007)
S3: Forest proximity has a greater effect on wild bees and pest control species (predator and parasite) while <i>Apis mellifera</i> is evenly affected by the two variables	Feral honeybee populations are likely to be higher in landscapes with woody vegetation because they need large woody cavities for nesting such as can be found along the forest edge or inside the forest while the domesticated honeybee actually rely on bee hives so it is not affected by both variables.	Michener (2007); Arthur <i>et al.</i> (2010)
	Wild bees include species which nest in smaller tree cavities than the honeybee, in various other cavities (burrows, stems, snail shells...), and in the soil, representing the great majority of the species. These nesting sites can be found in different parts of the landscape such as grasslands, fallows and forest edges.	
S4 : Specialist species (parasite of pest species) are more affected by the forest variables than generalist species (predator of pest species).	Pest control species or wild bees are thermophilous insect during their adult life. Forest proximity which may reflect forest edge could be a better indicator of arthropod population distribution than forest proportion.	Michener (2007)
	Parasites may be more specialized than predators and therefore, could respond differently to forest variables. Specialists may be more affected by the complexity of the landscape because they are restricted in their host. They will need both host and other resources in the vicinity to complete their life cycle. Their populations are more likely to decrease or disappear from one year to another because of a narrower and more fragmented distribution of resources. Though generalist predators are not restricted in their prey, they still need to find nesting and mating sites. They are likely to be less sensitive to crop rotation and can stay in the same landscape as long as their other biological needs are still fulfilled.	Ewers and Didham (2006); van Nouhuys, S (2005); Rand and Tscharntke (2007); Chaplin Kramer <i>et al.</i> (2011)

	Several studies on parasites have already shown the interest of late successional habitats for these species.	Marino <i>et al.</i> (2006); Hawkins and Lawton (1987); Askew 1980 in Marino and Landis (1996)
S5 : Some scales are more relevant when studying the effect of forest proportion on ecosystem (dis)-services	Some scales are more relevant depending on groups studied.	Tscharntke <i>et al.</i> 2005
S6 : Direct measurements of the ecosystem (dis)-services are more affected by the presence of forest than indirect measurement	Direct measurements of services or dis-services may be more sensitive to landscape context than indirect measurements because they are potentially immediately impacted by changes or disturbances. On the contrary, the descriptive factors of population (richness and abundance), usually explored in analyses through indirect measurements, may not necessarily decrease at first because some species can be replaced by others. These "new" species may not be capable of pollinating the crop or attacking pest species living on the crop.	Personal obs.

Table 6 : studies selected for the analyses

Services / dis-services	References	Crop	Location / Biome	Type of forest	Forest Proximity/ proportion	Distance range or landscape scale	Type of measure
pollination	Arthur <i>et al.</i> 2010	Oilseed rape <i>Brassica</i>	Australia Temperate	Temperate forest	forest proximity	0-200m-crop center	Ecology of communities
					forest proportion	Radius : 300m;1000m	
	Bailey <i>et al.</i> 2014	Oilseed rape	France Temperate	Temperate forest	forest proximity	0-230m	Ecology of communities
	Blanche and Cunningham 2005	<i>Atemoya Annona squamosa x A.cherimola</i>	Australia Tropical	Tropical rainforest	forest proximity	0.1 - 24km	Biological activities
	Blanche <i>et al.</i> 2006	<i>Macadamia integrifolia</i> and <i>Dimocarpus longan</i>	Australia Tropical	Tropical rainforest	forest proximity	"near" farm: <or= to 500m; "far" farm: 4-30km	Biological activities Pollination
	Brosi <i>et al.</i> 2007	Pasture	Costa Rica Tropical	Pre montane wet tropical forest	forest proximity	Edge: 0m; intermediate: >500m but <1500m; far:>1500m	Ecology of communities
	Brosi <i>et al.</i> 2008	Pasture	Costa Rica Tropical	Tropical forest	forest proportion	Radii from 200 to 2000m in 200m increments	Ecology of communities
	Chacoff and Aizen 2006	Grapefruit <i>Citrus paradisi</i>	Argentina Tropical	Subtropical premontane forest	forest proximity	0-10-100-500-1000m	Biological activities
	Chacoff <i>et al.</i> 2008	Grapefruit <i>Citrus paradisi</i>	Argentina Tropical	Premontane forest, subtropical, semi-deciduous	forest proximity	0-100-1000m	Pollination
	De Marco and Coelho 2004	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Brazil Tropical	Tropical forest	forest proximity	3 farms near and 2 isolated farms from at least 1000m	Pollination
	Greenleaf and Kremen 2006a	Tomato SunGold	USA, California Mediterranean	Oak or mixed oak, chaparral and riparian forest	forest proximity	0-10000m	Ecology of communities Biological activities
					forest	2100m-2700m	

					proportion		
	Hoehn <i>et al.</i> 2008	Pumpkin <i>Cucurbita moschata</i>	Indonesia Tropical	Tropical forest	forest proportion	Minimum core area of 30x50m	Pollination
	Kim <i>et al.</i> 2006	Sunflower <i>Helianthus annuus</i>	USA, California Mediterranean	Mediterranean forest (mixed oak, chaparral or riparian)	forest proportion	"near" farm: >25% of natural habitat within 2km radius ; "far" farm: <2% of natural habitat within 2km radius	Ecology of communities
	Klein 2009	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Indonesia Tropical	Tropical forest	forest proximity	0 – 1415m	Ecology of communities Biological activities
	Klein <i>et al.</i> 2003	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Indonesia Tropical	Tropical forest	forest proximity	0 – 1415m	Biological activities Pollination
	Klein <i>et al.</i> 2006	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Indonesia Tropical	Tropical forest	forest proximity	0 – 1415m	Ecology of communities
	Klein <i>et al.</i> 2012	Almond <i>Prunus dulcis</i>	USA, California Mediterranean	Mediterranean forest (oak or chaparral)	forest proximity	0-50/60m (small orchard) or 0-100/110m (large orchard)	Biological activities Pollination
					forest proportion	Radius : 1000m	
	Kremen <i>et al.</i> 2002	Watermelon <i>Citrullus lanatus</i>	USA, California Mediterranean	Oakland, chaparral habitat	forest proportion	"near" farm: >or= 30% natural habitat within 1km radius; "far" farm: <1% natural habitat	Biological activities Pollination
	Kremen <i>et al.</i> 2004	Watermelon <i>Citrullus lanatus</i>	USA, California Mediterranean	Oakland, chaparral habitat, riparian	forest proportion	Radius : 600, 1200, 1800, 2400 and 4800 m	Biological activities Pollination
	Lentini <i>et al.</i> 2012	Pasture, lucerne, clover, wheat, canola	Australia, New South Wales Temperate	Eucalyptus dominated woodland	forest proportion	1000m	Ecology of communities
	Mayfield 2005	Oil Palm	Costa Rica Tropical	Tropical native forest	forest proximity	"near" farm : 5-15m; "far" farm: 100-200m	Biological activities
	Ricketts 2004	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Costa Rica Tropical	Tropical premontane moist forest	forest proximity	2001: 50-800-1600m 2002: 50-100-300-800m	Biological activities Pollination
	Ricketts <i>et al.</i> 2004	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Costa Rica Tropical	Tropical premontane moist forest	forest proximity	"near" farm : within 100m ; "intermediate": 700-800m; "far" farm : 1400-1600m	Pollination
	Schüepp <i>et al.</i> 2011	Landscape	Swiss Temperate	Shrubs, hedgerows, orchards, trees and forest	forest proximity	edge of dense and tall-growing forest to represent no isolation from natural habitat; 100–200 m from the next forest, half of them connected by small-sized woody habitats such as hedgerows or single trees (connected) and the other half isolated from any woody habitat	Ecology of communities
					forest	Radius: 500m	

					proportion		
	Taki <i>et al.</i> 2010	Buckwheat	Japan Temperate	Native deciduous hardwoods mixed with patchy plantations of Japanese cedar	forest proportion	Radius: 500-1000-1500-2000-2500- 3000-3500-4000m	Biological activities Pollination
	Vergara and Badano 2009	Coffee <i>Coffea Arabica</i>	Mexico, state of Veracruz Tropical	Tropical forest	forest proportion	low environmental impact management systems (the native forest is not completely removed) to high environmental impact management systems (the native forest is completely removed)	Biological activities
	Watson <i>et al.</i> 2011	Orchard <i>Malus sp</i>	USA, Northern Wisconsin Temperate	Transitional ecoregion between the boreal forest and the broadleaf deciduous forest zones.	forest proportion	Radius: 250-500-750-1000-2000m	Ecology of communities
	Winfree <i>et al.</i> 2007	Landscape	USA, New Jersey Temperate	Upland forest, wetland forest	forest proportion	Radius: 400-800-1200-1600-2000- 2400-2800m	Ecology of communities
	Winfree <i>et al.</i> 2008	Tomato, bell pepper (<i>Capsicum annuum</i>), muskmelon (<i>Cucumis melo</i>) and watermelon	USA, New Jersey and Pennsylvania Temperate	Temperate deciduous forest	forest proximity forest proportion	Distance from transect center to nearest woodland : <1000m 500-1000-1500-2000-2500-3000m	Biological activities
Pest control	Bedford and Usher 1994	Cereals, sugar beet	UK, Epsrick Estate Temperate	Temperate deciduous forest	forest proximity	0-10m	Ecology of communities
	Bianchi <i>et al.</i> 2005	Brussels sprout	Netherlands Temperate	Temperate forest	forest proportion	0.3km-1-2-10km	Predation activities Parasitism activities
	Costamagna <i>et al.</i> 2004	Cornfields	USA, Ingham County Temperate	Temperate forest	forest proportion	3.2x3.2km	Parasitism activities
	Drapela <i>et al.</i> 2008	Oilseed rape	Austria, Vienna Temperate	Temperate forest	forest proportion	Radii from 250 to 2000m in 250m increments	Ecology of communities
	Eilers and Klein 2009	Almond	USA, Sacramento valley, north California Mediterranean	Valley and foothill riparian forest, oak woodland or chaparral	forest proximity forest proportion	0-5m;50-60m;100-120m Radius: 1000m	Predation activities
	Elliott <i>et al.</i> 2002	Alfalfa	USA, south east Dakota Temperate	Temperate forest	forest proportion	1.6x1.6km	Ecology of communities
	Elliott <i>et al.</i> 2002	Cornfields	USA, south east Dakota Temperate	Temperate forest	forest proportion	4.8x4.8km	Predation activities
	Gardiner <i>et al.</i> 2009	Landscape, soybean	USA, Iowa, Michigan, Wisconsin Temperate	Temperate forest	forest proportion	Radii from 0.5 to 3.5km in 0.5km implements	Predation activities

	Geiger <i>et al.</i> 2009	Brussels sprout	Netherlands, Wageningen Temperate	Temperate forest	forest proximity	Forest edge 0m	Ecology of communities
	Holzschuh <i>et al.</i> 2009	Landscape	Germany, Gottingen Temperate	Deciduous mixed forest	forest proximity	Forest edges, hedges or grass strip	Ecology of communities
	Isaia <i>et al.</i> 2006	Landscape, Vineyards	Italy, NorthWest Mediterranean	Mediterranean forest	forest proximity	?	Ecology of communities
	Klein <i>et al.</i> 2006	Coffee <i>Coffea arabica</i>	Indonesia Tropical	Tropical forest	forest proximity	0-1415m	Ecology of communities
	Letourneau <i>et al.</i> 2012	Cole or lettuce	USA, California, Mediterranean	Mediterranean forest	forest proportion	0.5km and 1.5km	Ecology of communities Parasitism activities
	Marino and Landis 1996	Landscape, maize field	USA, Ingham County Temperate	Temperate forest	forest proportion	3.2x3.2km	Parasitism activities
	Menalled <i>et al.</i> 1999	Maize field	USA, Central Michigan Temperate	Temperate forest	forest proportion	10km ²	Parasitism activities
	Menalled <i>et al.</i> 2003	Landscape, maize field	USA, Ingham County Temperate	Temperate forest	forest proportion	3.2x3.2km	Parasitism activities
	Miyashita <i>et al.</i> 2012	Grassland	Central Japan Temperate	Native deciduous hardwoods mixed with patchy plantations of Japanese cedar	forest proportion	Radii from 50-100m to 1500m in 100m increments	Ecology of communities
	Molnar <i>et al.</i> 2001	Pasture	Northern Hungary Temperate	Temperate forest	forest proximity	Edge, forest interior, grassland	Ecology of communities
	Oberg <i>et al.</i> 2007	Cereal field	Sweden, Uppsala Boreal (included in temperate)	Boreal forest	forest proportion	Radius : 500m	Ecology of communities
	Oleszczuk <i>et al.</i> 2010	Maize	Poland Temperate	Temperate forest	forest proximity	0-20-40-60-80m	Ecology of communities
	Olson <i>et al.</i> 2012	Corn, peanut, cotton and soybean	USA, Southern Georgia Tropical	Tropical forest	forest proximity	1-101m	Predation activities
	Perovic <i>et al.</i> 2010	Cotton	Australia, New South Wales Temperate	scattered farm trees, shelterbelts, native woodland (remnant and revegetated) and riparian vegetation	forest proportion	120-750-1500-3000m	Predation activities Parasitism activities
	Roume <i>et al.</i> 2011	Landscape	France, Gascogne Temperate	Temperate forest	forest proximity	Edge or forest interior	Ecology of communities
	Sarthou <i>et al.</i> 2005	Landscape	France, South West Temperate	Temperate forest	forest proximity	Edge, forest interior, crop mosaic	Ecology of communities
	Schüepp <i>et al.</i> 2011	Landscape	Swiss Temperate	dense and tall-growing temperate forest	forest proximity	0m; no forest at 100-200m but connected by small sized woody habitats; no forest at 100-200m and	Ecology of communities

					forest proportion	no connected Radius : 500m	
	Sousa <i>et al.</i> 2011	Maize	Brazil, Sao Luis Tropical	Tropical forest	forest proximity	0-40-80-120-160-200m	Ecology of communities
	Stutz and Entling 2011	Cherry trees	Switzerland, North west of Bern, Temperate	Dense and tall growing temperate forest	forest proximity	0m; no forest at 100-200m but connected by small sized woody habitats; no forest at 100-200m and no connected	Predation activities
					forest proportion	Radius: 500m	
	Thompson and Hoffmann 2010	Vineyard	South Australia Mediterranean	Mediterranean forest, remnant forest or planted shelterbelts	forest proximity	Field with forest or no forest at 50m	Ecology of communities Predation activities Parasitism activities
	Thompson and Hoffmann 2013	Vineyard	South Australia Mediterranean	Mediterranean forest	forest proximity	Regular grid arrangement (5m along and 6m across two vine rows)	Ecology of communities Predation activities Parasitism activities
Pests	Zaller <i>et al.</i> 2009	Oilseed rape	Austria, Vienna Temperate	Temperate forest	forest proportion	Radii from 250 to 2000m in 250m increments	Parasitism activities
	Den Belder <i>et al.</i> 2002	Leek	Netherlands Temperate	Temperate forest	forest proportion	Radius: 1000m; 5000m	Biological activities Symptom
	Eilers and Klein 2009	Almond	USA, Sacramento valley, north California Mediterranean	valley and foothill riparian forest, oak woodland or chaparral	forest proximity	0-5m;50-60m;100-120m	Biological activities
					forest proportion	Radius: 1000m	
	Farwig <i>et al.</i> 2009	Sunflower	Swiss Temperate	Temperate forest	forest proximity	0-100m	Biological activities
					forest proportion	Radius: 500m	
	Holland and Fahrig 2000	Alfalfa	Canada, Ottawa Temperate	Woody borders were defined as any section of a border or woodlot edge that contained adjacent trees or shrubs greater than 2m in height	forest proportion	Radius: 1000m	Ecology of communities
	Olson <i>et al.</i> 2012	Corn, peanut, cotton and soybean	USA, Southern Georgia Tropical	Tropical forest	forest proximity	1-101m	Biological activities
	Perovic <i>et al.</i> 2010	Cotton	Australia, New South Wales Temperate	scattered farm trees, shelterbelts, native woodland (remnant and re-vegetated) and riparian vegetation	forest proportion	120-750-1500-3000m	Biological activities

	Reeves <i>et al.</i> 2010	Cotton	USA, South Carolina Temperate	Temperate forest	forest proximity	Crop adjacent to wood or other habitat	Biological activities
	Sousa <i>et al.</i> 2011	Maize	Brazil, Sao Luis Tropical	Tropical forest	forest proximity	0-40-80-120-160-200m	Biological activities
	Summerville 2004	Landscape	USA, Ohio Temperate	upland mixed mesophytic forest and upland less heterogeneous beech-maple forest	forest proportion	Small or large forest patches	Ecology of communities
	Stutz and Entling 2011	Cherry trees	Switzerland, North west of Bern, Temperate	Dense and tall growing temperate forest	forest proximity	0m; no forest at 100-200m but connected by small sized woody habitats; no forest at 100-200m and no connected	Biological activities
	Valantin-Morrison <i>et al.</i> 2007	Oilseed rape	France Temperate	the presence or absence of trees, hedges and woodland in the field boundaries	forest proportion	Radius: 500m	
					forest proximity	the presence or absence of trees, hedges and woodland in the field boundaries	Biological activities

Table 7 : Results from the binomial rank test for the statement S1. The results in italic are characterized by less than 10 samples.

(Dis)-Services	Variables	Categories	Classes	Expected results	N total	N Positive	N Non- Significant	N Negative	P()	Accept expectation
Pollination	cover+proximity	All	-	Positive effect	85	36	44	5	0.000	True
	cover		-		47	19	26	2	0.000	True
	proximity		-		38	17	18	3	0.001	True
Pest control	cover+proximity	All	-	Positive effect	64	29	32	3	0.000	True
	cover		-		40	17	21	2	0.000	True
	proximity		-		24	12	11	1	0.002	True
Pest presence	cover+proximity	All	-	Negative effect	20	3	10	7	0.172	False
	cover		-		14	2	9	3	0.500	False
	proximity		-		6	1	1	4	0.188	False
Pollination	cover+proximity	Biome	Temperate	Positive effect	49	16	30	3	0.002	True
	cover		Temperate		37	14	21	2	0.002	True
	proximity		Temperate		12	2	9	1	0.500	False

	cover+proximity		Tropical		36	20	14	2	0.000	True
	cover		Tropical		10	5	5	0	0.031	True
	proximity		Tropical		26	15	9	2	0.001	True
Pest control	cover+proximity	Biome	Temperate	Positive effect	43	19	21	3	0.000	True
	cover		Temperate		32	13	17	2	0.004	True
	proximity		Temperate		11	6	4	1	0.063	False
	cover+proximity		Mediterranean		16	8	8	0	0.004	True
	cover		Mediterranean		8	4	4	0	0.063	False
	proximity		Mediterranean		8	4	4	0	0.063	False
Pest presence	proximity	Biome	Tropical	Negative effect	5	2	3	0	0.250	False
	cover+proximity		Temperate		16	3	9	4	0.500	False
	cover		Mediterranean		1	0	1	0	x	x
	proximity		Tropical		3	0	0	3	0.125	False
Pollination	cover+proximity	Insect identity	wild bees	Positive effect	73	33	36	4	0.000	True
	cover		wild bees		41	18	21	2	0.000	True
	proximity		wild bees		32	15	15	2	0.001	True
	cover+proximity		Apis		12	3	8	1	0.313	False
	cover		Apis		6	1	5	0	0.500	False
	proximity		Apis		6	2	3	1	0.500	False
Pest control	cover+proximity	Insect identity	predator	Positive effect	35	15	18	2	0.001	True
	cover		predator		21	9	11	1	0.011	True
	proximity		predator		14	6	7	1	0.063	False
	cover+proximity		parasite		15	6	8	1	0.063	False
	cover		parasite		12	4	7	1	0.188	False
	proximity		parasite		3	2	1	0	0.250	False
Pollination	cover+proximity	measurement	direct	Positive effect	21	12	9	0	0.000	True
	cover		direct		13	5	8	0	0.031	True
	proximity		direct		8	7	1	0	0.008	True
	cover+proximity		indirect		64	24	35	5	0.000	True

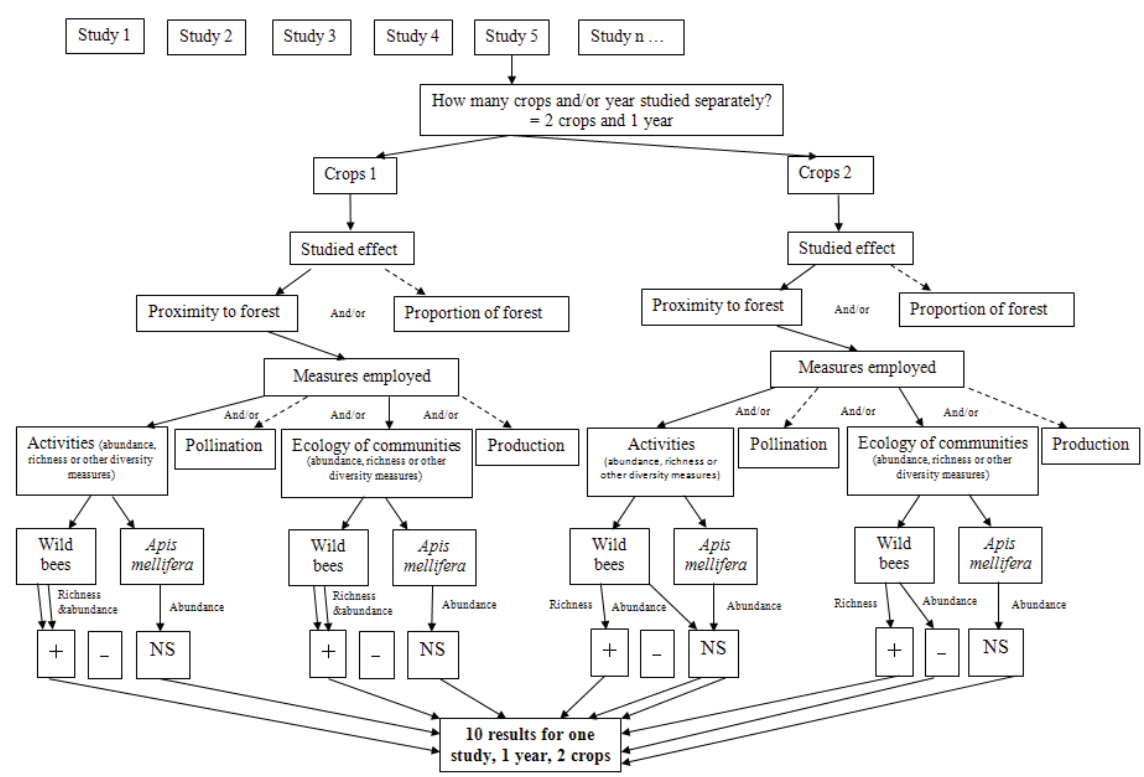
	cover		indirect		34	14	18	2	0.002	True
	proximity		indirect		30	10	17	3	0.046	True
Pest control	cover+proximity	measurement	direct	Positive effect	23	10	11	2	0.019	True
	cover		direct		18	7	9	2	0.090	False
	proximity		direct		5	3	2	0	0.125	False
	cover+proximity		indirect		41	19	21	1	0.000	True
	cover		indirect		22	10	12	0	0.001	True
	proximity		indirect		19	9	9	1	0.011	True
Pest presence	cover+proximity	measurement	direct	Negative effect	13	2	7	4	0.344	False
	cover		direct		9	1	6	2	0.500	False
	proximity		direct		4	1	1	2	0.500	False
	cover+proximity		indirect		7	1	3	3	0.313	False
	cover		indirect		5	1	3	1	0.750	False
	proximity		indirect		2	0	0	2	0.250	False

Table 8 : Results from the Wilcoxon rank sum test or the Kruskal-Wallis test for the Statement 2 to 6. The results in italic are characterized by less than 10 samples

Statements	Services	Categories	Expected results	N	% of positive results	P()	Accept expectation
S2	Pollination	Biome (Temperate)	cover < proximity	37/12	cover = 37.8 ; proximity = 16.7	0.193	NS
	Pest control	Biome (Temperate)	cover < proximity	32/11	cover = 40.6 ; proximity = 54.5	0.543	NS
	Pest presence	Biome (Temperate)	cover < proximity	13/3	<i>cover = 15.4 ; proximity = 33.3</i>	<i>0.835</i>	<i>NS</i>
	Pollination	Biome (Tropical)	cover = proximity	10/26	cover = 50 ; proximity = 57.7	0.856	True
	Pest control	Biome (Mediterranean)	cover = proximity	8/8	<i>cover = 50 ; proximity = 50</i>	<i>1.000</i>	<i>True</i>
S3	Pollination	insect identity (Wild bee)	cover < proximity	41/32	cover = 43.9 ; proximity = 46.9	0.871	NS
	Pest control	insect identity (Predator)	cover < proximity	21/14	cover = 42.9 ; proximity = 42.9	0.955	NS
	Pollination	insect identity (Apis)	cover = proximity	6/6	<i>not enough data</i>	<i>x</i>	<i>x</i>
	Pest control	insect identity (Parasite)	cover < proximity	12/3	<i>cover = 33.3 ; proximity = 66.6</i>	<i>0.329</i>	<i>NS</i>
S4	Pest control	insect identity	predator < parasite	21/12	predator = 42.9 ; parasite = 33.3	0.535	NS
	Pest control	insect identity	predator < parasite	14/3	<i>predator = 42.9 ; parasite = 66.7</i>	<i>0.629</i>	<i>NS</i>
S5	Pollination	scale	an outstanding scale	26/29/40/20/47	1st = 30.8 ; 2nd = 20.7 ; 3rd = 29.3 ; 4th = 10 ; 5th = 17	0.241	NS
	Pest control	scale	an outstanding scale	13/17/10/19/19	1st = 46.1 ; 2nd = 41.2 ; 3rd = 40 ; 4th = 36.8 ; 5th = 36.8	0.981	NS
S6	Pollination	measurement	direct > indirect	13/34	direct = 87.5 ; indirect = 38.5	0.0349	True
	Pest control	measurement	direct > indirect	18/22	direct = 38.9 ; indirect = 45.5	0.450	NS
	Pest presence	measurement	direct > indirect	9/5	<i>not enough data</i>	<i>x</i>	<i>x</i>
	Pollination	measurement	direct > indirect	8/30	<i>direct = 41.2 ; indirect = 33.3</i>	<i>0.452</i>	<i>NS</i>
	Pest control	measurement	direct > indirect	5/19	<i>direct = 60 ; indirect = 47.4</i>	<i>0.601</i>	<i>NS</i>
	Pest presence	measurement	direct > indirect	4/2	<i>not enough data</i>	<i>x</i>	<i>x</i>

Table 3 : Results from the binomial rank test for the statement S1. The results in italic are characterized by less than 10 samples.

Supplemental materials 1 : data treatment example



XI. Chapitre 2 : Matériels et méthodes

XI.1. Présentation des sites d'étude

Le travail de terrain s'est déroulé autour du Centre Irstea de Nogent-sur-Vernisson dans le Loiret (45) où 8 parcelles de colza ont été sélectionnées en 2010 lors d'un stage de Master 2, 10 parcelles de colza en 2011 pour le projet Bilisse et 8 parcelles de tranchées forestières pour le projet Rte. Dix parcelles de colza ont également été sélectionnées en 2011 dans la Haute-Garonne (31) ainsi que 11 parcelles de vergers de pomme dans le Cher (18) pour le projet Bilisse. Ici nous ne présentons que les sites qui ont servi à la rédaction de cette thèse (figure 61). Pour visualiser la répartition des parcelles au sein de chacun des paysages étudiés, des cartes sont disponibles en annexe 3 de ce manuscrit.

Pour voir l'ensemble des sites sur lesquels nous avons travaillé et l'investissement de notre équipe pour la sélection des parcelles, l'ensemble du travail de terrain (pose et relevé des pièges) et l'ensemble du travail de laboratoire (tri, montage, identification des abeilles), vous pouvez vous reporter à l'annexe 4.

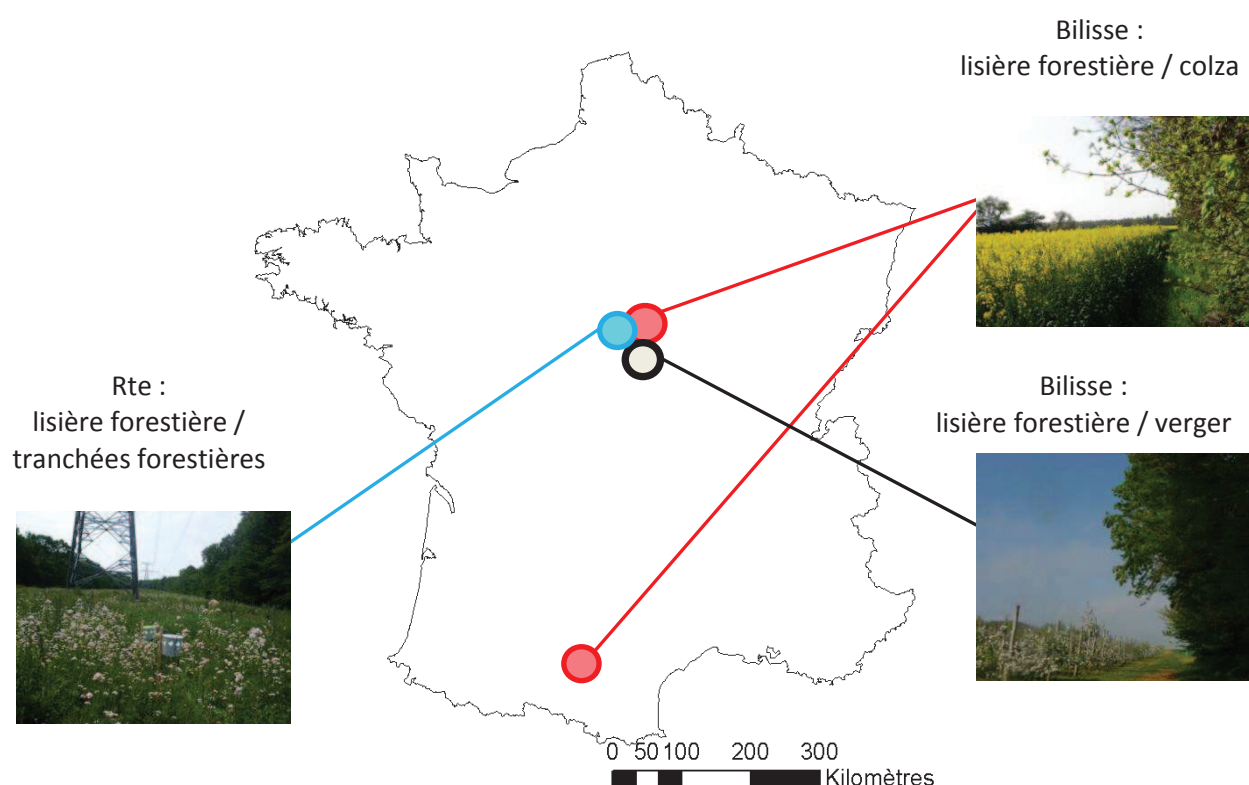


Figure 61 : Localisation des sites d'étude qui ont servis à la rédaction de cette thèse

La validation in situ de ces parcelles a été possible après une pré-sélection de parcelles potentielles grâce à l'aide de différents partenaires listés dans le tableau suivant. Nous ne listons que les contacts actuellement pris pour la région Centre, notre seul interlocuteur dans le sud étant l'UMR DYNAFOR de l'INRA de Toulouse qui a effectué le travail de terrain dans cette région (tableau 9).

Tableau 9: Partenaires contactés pour trouver les parcelles en région Centre

Type de parcelle	Partenaires contactés
Colza	Chambre d'agriculture du Cher (18), du Loiret (45) et de l'Yonne (89), GDA locaux (45), CA.PRO.GA La Meunière (45).
Verger	Chambre d'agriculture du Cher (18) du Loiret (45) et de l'Aube (10), Agent ONF de la forêt d'Allogny (18), Coopérative des producteurs de pomme de Saint Martin d'Auxigny (18)
Tranchées forestières sous lignes THT	Société Rte, Mairie de Nogent-sur-Vernisson (45)

Les parcelles de colza et de verger devaient présenter au moins un de leurs côtés en contact direct avec une forêt de feuillus indigènes et un autre côté en contact direct soit avec une culture de céréales soit avec une jachère. Les tranchées forestières devaient traverser des forêts de feuillus indigènes. Les critères de sélection retenus sont résumés dans le tableau 10 suivant.

Tableau 10: Critères retenus pour la sélection des parcelles d'étude

Type de parcelle	Forêt adjacente	Autre milieu adjacent
Colza : - Accès facile	- Feuillus indigènes - Au moins 50 m de large - Contact direct avec le colza sur au moins 100 m de long	- Culture céréalière ou jachère - Contact direct
Verger : - Pommier - Accès facile - En place depuis au moins 10 ans - Productif	- Feuillus indigènes - Au moins 50 m de large - Contact direct avec le verger sur au moins 100 m de long	- Culture céréalière ou jachère - Contact direct
Tranchées forestières sous lignes THT : - milieu herbacé à arbustif	- Feuillus indigènes - Au moins 50 m de large	x

XI.2. Choix du colza et des vergers de pomme

XI.2.1. Contribution des abeilles au service de pollinisation de ces deux cultures

Le colza, *Brassica napus* L., est une plante herbacée annuelle de la famille des *Brassicaceae*. Elle représente la culture entomophile la plus répandue en France avec 1,6 millions d'hectares en 2012 (FAOSTAT 28 mars 2014). Elle est largement cultivée à la fois pour la production d'huile végétale mais également d'agrocarburant.

Bien que les résultats diffèrent selon les variétés, il semble que le colza produit 70% de ses graines par autopolinisation (Downey *et al.* 1970 dans (Mesquida et Renard 1981)). La pollinisation croisée n'est donc pas indispensable à sa reproduction mais plusieurs études montrent qu'elle en améliore les rendements (Sabbahi *et al.* 2005, Steffan-Dewenter 2003b, Morandin and Winston 2005, Jauker *et al.* 2012, Hudewenz *et al.* 2013, Stanley *et al.* 2013) augmentant ainsi la valeur de marché de cette culture (Bommarco *et al.* 2012). L'un des mécanismes impliqués, en plus d'augmenter le nombre de graines produites ou leurs poids, est que la présence des abeilles réduit sa période de floraison. Le colza est une plante qui a la capacité de produire de nouvelles fleurs tant qu'elle n'a pas atteint une charge appropriée de graines, ce qui prolonge sa période de floraison (Lerin 1982). En présence des abeilles, la plante atteint plus rapidement cette charge ce qui permet une maturation de l'ensemble des graines sur une période plus courte (Sabbahi *et al.* 2006). Ainsi lorsque la récolte a lieu, les plants présentent moins de gousses encore vertes ou immatures, plus sujettes à l'explosion lors du passage des engins mécaniques (Lerin 1982, Sabbahi *et al.* 2006). D'autre part, la pollinisation anémophile est très limitée car le pollen de cette plante est lourd et collant, favorisant donc la pollinisation entomophile (Mesquida et Renard 1982). De plus, c'est une plante mellifère de premier ordre dont le nectar est fortement concentré en sucre (Kamler et Jas 2003, Koltowski 2007). Cette propriété la rend particulièrement appétante pour les pollinisateurs comme le montre le miel de colza produit chaque année.

Plusieurs études citent les abeilles comme contributeurs à sa pollinisation soit grâce à des observations directes de visites des fleurs (Delbrassinne and Rasmont 1988, Rollin *et al.* 2013) soit grâce à l'analyse des pollens retrouvés dans les nids de certaines espèces (Teper et Bilinski

2009, Holzschuh *et al.* 2013). D'autres, en utilisant des pièges colorés attractifs, montrent qu'elles circulent dans cette culture (Calabuig 2000, Le Féon *et al.* 2011).

Le pommier est un arbre du genre *Malus* et de la famille des *Rosaceae*. Les vergers de pommiers sont eux la 3ème culture entomophile la plus répandue en France avec 41 000 hectares en 2012, derrière le tournesol (FAOSTAT 28 mars 2014). A l'inverse du colza, les pommiers sont considérés comme auto-incompatibles, c'est-à-dire que la fécondation des fleurs ne s'opère correctement que s'il y a pollinisation croisée avec le pollen d'une autre variété (Tasei 1984) ou cultivars. L'un des soucis pour les arboriculteurs est donc d'optimiser la répartition des cultivars commerciaux et pollinisateurs pour maximiser la production de pommes (Kron *et al.* 2001). Les agents de cette pollinisation sont alors principalement les Apoïdes. Les abeilles permettent d'augmenter le nombre d'ovules fécondés par fruit ce qui diminue le risque de chute des jeunes fruits (Brain et Landsberg 1981). La pollinisation donne également des fruits plus lourds et mieux formés (Brault et de Oliveira 1995, Keulemans *et al.* 1996), qualités très recherchées pour la commercialisation des pommes à couteaux. La régularité des fruits, attribuée à un nombre de pépins important, pourrait aussi être responsable d'une meilleure conservation des fruits (Tasei 1984).

Plusieurs études citent les abeilles comme contributeurs à sa pollinisation soit grâce à des observations directes de visites des fleurs (Chansigaud 1972, 1975, Vicens and Bosch 2000a, 2000b) soit grâce à l'analyse des pollens collés sur leur corps ou retrouvés dans les nids de certaines espèces (Kendall 1973, Schindler et Peters 2011). D'autres, en utilisant des pièges colorés attractifs (Marini *et al.* 2012) ou des nids pièges (Wittmann *et al.* 2005, Sheffield *et al.* 2008), montrent qu'elles circulent dans cette culture.



Figure 62 : Pleine floraison colza et verger

XI.2.2. Quelques caractéristiques de ces cultures

En France, le colza se sème en fin d'été. La floraison a lieu entre avril et mai et dure entre 3 et 7 semaines. Les graines sont récoltées les plus sèches possibles, souvent en début d'été. La parcelle cultivée de colza est un espace au fonctionnement écologique particulier puisqu'elle subit toute une gamme de perturbation (labour, application de pesticides principalement). Elle a une durée de vie courte mais son influence sur les populations d'abeilles est important (cf paragraphe ...).

Contrairement au colza, le verger de pomme est une culture pérenne où la floraison a aussi lieu au tout début du printemps et dure environ 15 jours. C'est l'une des premières cultures en fleurs sous nos latitudes. La parcelle de verger subit elle aussi comme le colza toute une gamme de perturbations (taille des arbres, application de pesticide principalement).

Du point de vue des abeilles, ces deux cultures, dans le contexte de cette thèse, se distinguent sur les points suivants :

Tableau 11: Rappel de quelques caractéristiques de ces deux cultures

	Culture annuelle (exemple : colza)	Culture pérenne (exemple : verger)
Ressources florale alternative hors floraison de la culture	(-) Absence de strate fleurie sous la culture car traitement parcelle et labour	(+) présence possible d'une strate pérenne au sol car pas de labour
Sites de nidification	(-) car labour	(+) car pas de labour ; dans le cas de verger, présence d'une strate arborée avec possibilité de cavités

XI.3. Choix des interfaces cultures/habitats semi-naturels

Les paysages agricoles sont caractérisés par une mosaïque d'habitat plus ou moins complexe où les zones de transition sont nombreuses. Ces « limites » entre deux tâches de nature différentes regroupent un grand nombre de notions telles que l'écotone, l'interface, la lisière ou encore la bordure (Yarrow et Marin 2007). Nous utiliserons les termes « interface » ou « lisière » qui reflètent plus clairement une zone de délimitation nette, comme c'est le cas dans les paysages étudiés (figure 63), plutôt que le terme « bordure » parfois utilisée pour définir une zone plus ou moins large entre deux habitats (e.g. bordure herbeuse).



Figure 63 : Exemple d'interface étudiée dans cette thèse. En (a) interface colza / culture céréalière, en (b) interface colza / jachère.

La diversité des habitats, cultivés ou non, présents dans les paysages agricoles, génère une diversité de types d'interfaces qui sont différentes en termes de structure et de fonction pour la biodiversité (Macfadyen et Muller 2013). Les lisières jouent des rôles essentiels dans la dispersion des espèces ou la complémentation et la supplémentation des habitats. Ces processus écologiques sont intimement liés. En effet, les lisières forment des corridors biologiques, permettant aux espèces de se déplacer entre les tâches d'habitat mais pas uniquement, puisqu'elles y trouvent également de quoi se nourrir, se reproduire, hiberner... La perméabilité et la qualité de ces lisières influent aussi sur la colonisation des tâches d'habitat à partir de tâches adjacentes dont résulte le phénomène de « spillover » déjà évoqué plus haut. Cependant, on sait aussi qu'en milieu agricole en particulier, elles « subissent » les traitements appliqués aux parcelles adjacentes comme l'utilisation d'herbicides ou de fertilisants (Kleijn et Snoeijs 1997, Le Cœur *et al.* 2002) qui altèrent leur qualité.

Dans cette thèse nous avons donc choisi d'étudier différentes lisières agricoles, en particulier les lisières forestières car elles représentent un élément important des paysages agricoles.

XI.4. Echantillonnage des abeilles

XI.4.1. Méthode de capture

La méthode de capture choisie est le piégeage par seau coloré, méthode passive, efficace et facile d'utilisation (Westphal *et al.* 2008). Un piège correspond à un seau en plastique de 11 L (FCL MEDIC S.A.R.L., réf. P110) perforé latéralement de huit trous (\varnothing 5 cm). Les seaux ont été poncés puis peints à l'intérieur en jaune, bleu et blanc, afin de répondre aux différentes

préférences de couleurs des abeilles (Leong et Thorp, 1999) (sauf en 2010 où seul le jaune a été utilisé). Comme l'efficacité de piégeage est améliorée avec des peintures UV, les couleurs jaune fluorescent, bleu fluorescent et blanc fluorescent ont été choisies. Ensuite, les seaux ont tous été peints en gris à l'extérieur afin d'éviter un effet attractif à longue distance et ne capturer que les abeilles à proximité immédiate des seaux (bombes SPRAY COLOR, SPRL). Enfin, les seaux ont été posés sur des piquets en chêne munis de vis (figure 64). Pour permettre une adaptation de la hauteur des seaux à celles des fleurs, deux tailles de piquets ont été choisies, 2 m et 1.5 m. Pour la même raison, il existe trois positions pour les vis. Trois litres d'une solution de piégeage ont été ajoutés dans chaque seau. La solution contient de l'eau (77%), du mono-propylène glycol pour la conservation (20%), et du liquide de nettoyage (3%, Teepol®, JohnsonDiversey.) afin de réduire la tension de surface et la flottabilité, ce qui améliore le piégeage en limitant la capacité d'échappement des insectes.

A chaque période les pièges sont laissés en place deux semaines avant d'être relevés. Le contenu des pièges est récupéré dans des sachets en plastique puis congelés (-18°C).

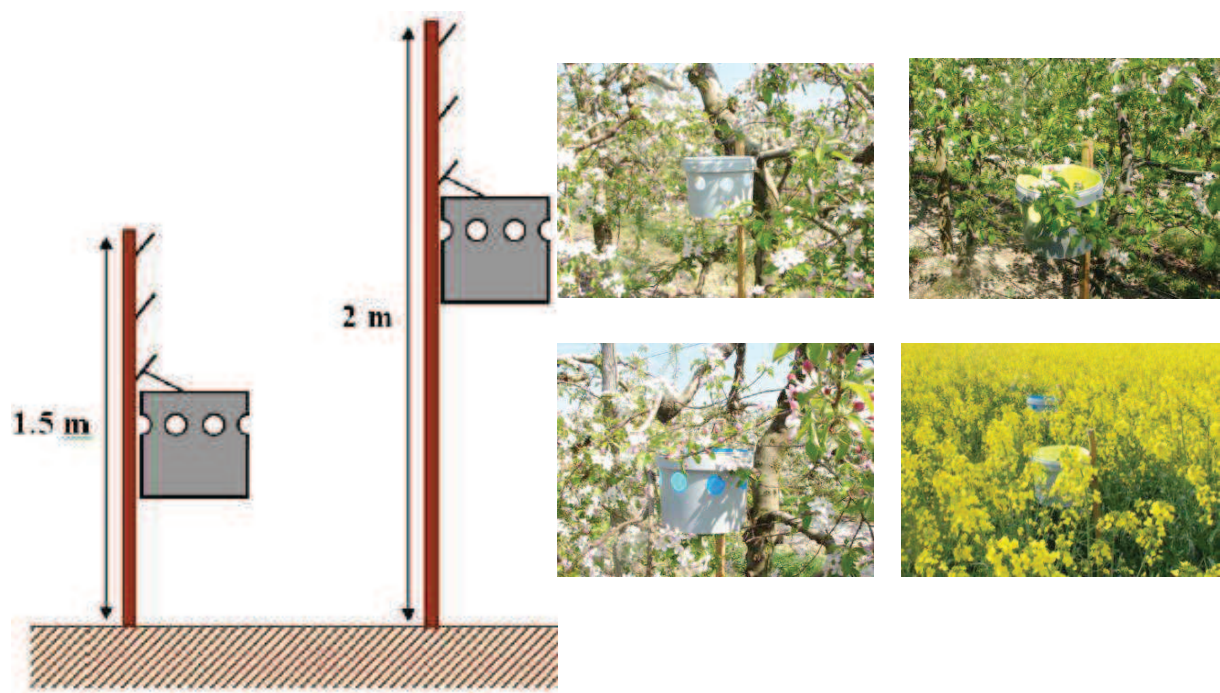


Figure 64 : schéma des pièges

XI.4.2. Protocole colza en 2010

En 2010, nous avons étudié l'effet d'un gradient de distance à la forêt, dans le colza, sur les abeilles. Pour cela, les parcelles de colza (au nombre de 8) devaient avoir une dimension suffisante, au moins 100 mètres de large et 400 mètres de long pour pouvoir accueillir des transects de piégeage sur différentes distances par rapport à la forêt. Ainsi les points d'étude les plus éloignés (200m) de la forêt dans la culture n'étaient jamais plus près d'une autre lisière du champ. Sur cette variable distance, nous avons choisi de tester trois types de distance : à la lisière (0 mètre), une distance qualifiée de proche (50 mètres) et une distance qualifiée d'éloignée (200 mètres) (figure 65). Deux seaux jaunes ont été placés à chaque distance et exposés 15 jours pendant la pleine floraison du colza.

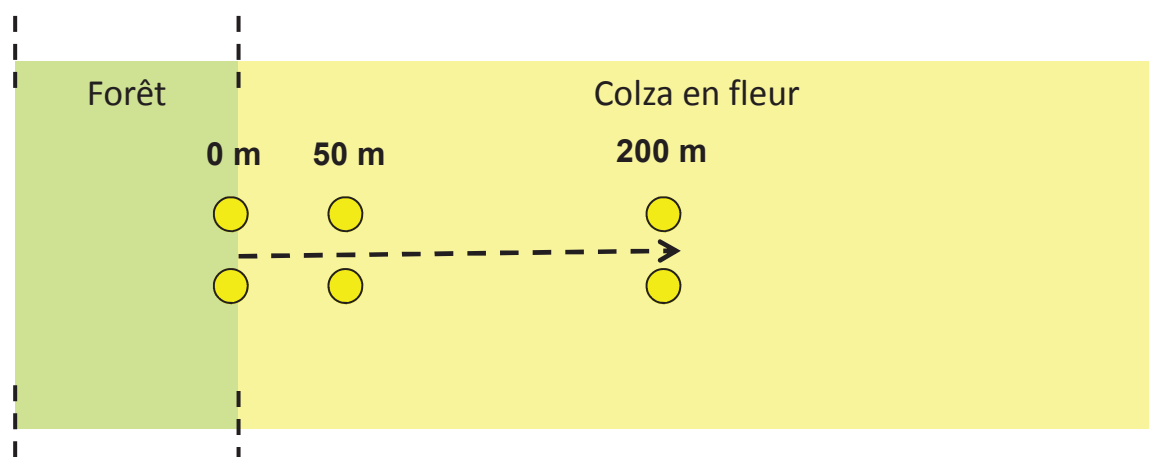


Figure 65 : Protocole mis en place en 2010 dans le colza. Les ronds jaunes figurent les seaux.

XI.4.3. Protocole colza et verger de pomme en 2011

En 2011, nous avons souhaité d'une part affiner les données recueillies en 2010 sur le gradient de distance à la lisière dans le colza et d'autre part étudier l'importance de la lisière forestière par rapport à d'autres lisières à différents moments de l'année et dans deux cultures. On peut distinguer deux designs expérimentaux en fonction de la période étudiée.

En pleine floraison du colza, l'effet d'un gradient de distance à la forêt a été étudié comme en 2010. Pour cela, les parcelles de colza, qui étaient au nombre de 10 dans le Loiret et de 10 en Haute-Garonne, devaient avoir une dimension suffisante, au moins 100 mètres de large mais

une longueur variable car notre point de mesure le plus distant de la lisière forestière dans la culture, variait de 30m à 230m (figure 66). Ainsi nous avons testé 3 distances : à la lisière (0 mètre), une distance qualifiée de très proche (10 mètres) et une distance qualifiée de plus ou moins éloignée (30 à 230 mètres). Un seau jaune a été placé à chaque distance et exposé 15 jours pendant la pleine floraison du colza.

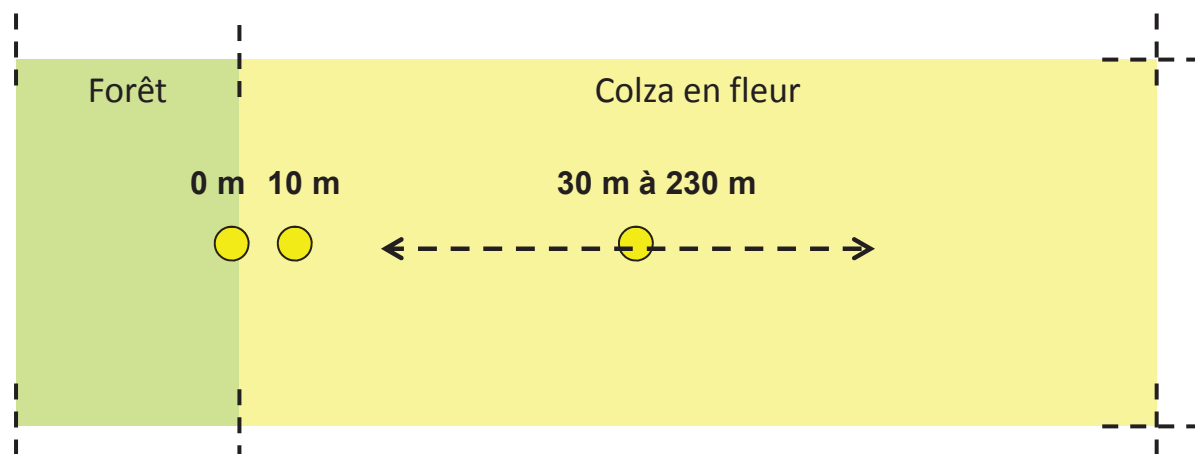


Figure 66: Protocole mis en place en 2011 dans le colza. Les ronds jaunes figurent les seaux.

Pour tester l'importance de la lisière forestière par rapport à d'autres lisières à différents moments de l'année dans le colza et les vergers, nous avons disposé trois seaux, un bleu, un blanc et un jaune, sur deux transects, un en lisière forestière et un en lisière non forestière (culture céréalière ou jachère). Quatre périodes ont été étudiées : avant la floraison de la culture, en pleine floraison de la culture et deux périodes après la floraison de la culture (figure 67).



Figure 67 : Calendrier de piégeage

Deux parcelles de colza et une parcelle de verger comprennent à la fois une lisière culture céréalière et une lisière jachère, qui partagent toutes deux un même référent forêt et parcelles en culture.

Le plan d'échantillonnage comprend donc 10 lisières forestières et 12 lisières non forestières déclinées en 6 lisières de culture céréalière et 6 lisières de jachère, dans le colza et 11 lisières forestières et 12 lisières non forestières déclinées en 6 lisières de culture céréalière et 6 lisières de jachère, dans les vergers, pour un total de 10 parcelles de colza et 11 parcelles de vergers.

Pendant la pleine floraison de ces cultures nous avons rajouté trois seaux, un bleu, un blanc et un jaune, dans la culture, à égale distance des seaux positionnés sur les lisières forestières et non forestières (figure 68).

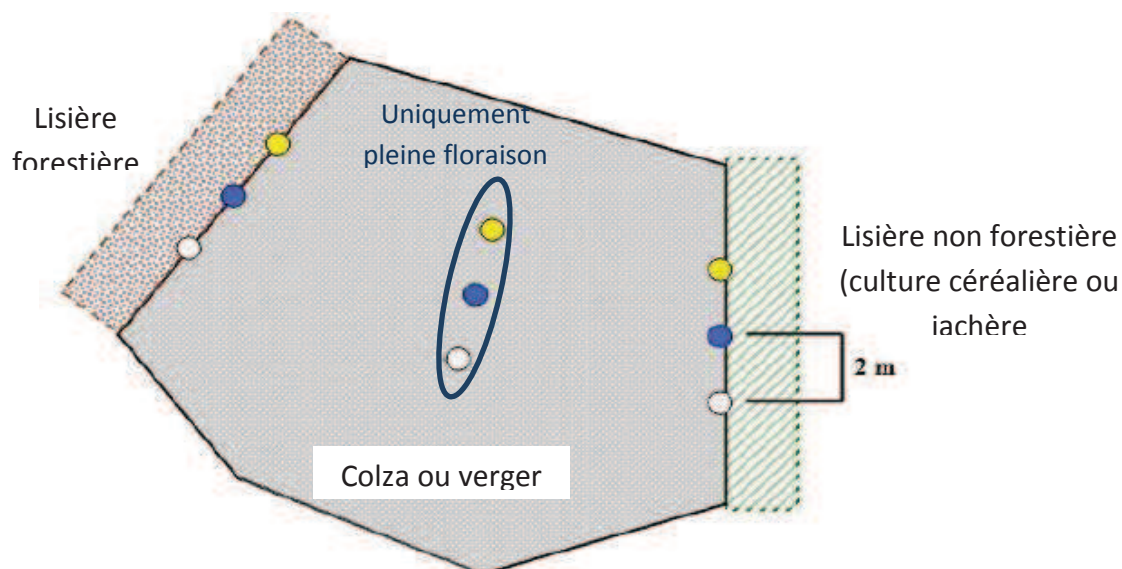


Figure 68 : Protocole mis en place en 2011 dans le colza et les vergers. Les ronds de couleurs figurent les seaux.

XI.4.4. Protocole tranchées THT en 2011

Les tranchées THT sélectionnées en 2011 sont au nombre de 8 et se situent toutes dans le Loiret (45). Les mesures de diversité et d'abondance des abeilles ont été réalisées entre mars et juillet 2011 (soit 4 passages) qui correspondent à différents stades de floraison du colza, comme pour le protocole colza et verger 2011, présenté plus haut, soit un passage avant la floraison du colza, un passage en pleine floraison du colza et deux passages après sa floraison en mai et juillet. Deux couleurs de seaux, jaune et blanche, ont été disposées dans les tranchées

à 3 emplacements : la lisière forestière (0 mètre), à 10 mètres dans la tranchée et au centre de la tranchée comme présenté sur la figure 69.



Figure 69 : Protocole mis en place en 2011 dans les tranchées THT. Les ronds de couleurs figurent les seaux.

XI.5. Tri, montage et identification des spécimens

L'ensemble des individus capturés dans les seaux a été préparé à Irstea à Nogent-sur-Vernisson. La préparation puis l'identification sont des tâches longues et difficiles qui ont nécessité le travail de plusieurs intervenants (un technicien, un assistant ingénieur, un CDD de 8 mois et S. Bailey).

Après décongélation des échantillons à température ambiante, les Apoïdes de chaque piège sont rincés à l'eau et séparés des autres groupes d'insectes. Les insectes sont ensuite montés sur épingle dans des boîtes entomologiques. Sous loupe binoculaire, une première séparation des individus au sexe est possible en comptant le nombre d'articles antennaires (12 chez les femelles et 13 chez les mâles). Une attention particulière est ensuite apportée aux éléments nécessaires ou facilitant les déterminations. Pour l'ensemble des espèces, les poils sont séchés et brossés à l'aide d'un pinceau et les ailes et les pattes sont écartées. Certains caractères sont mis en évidence en fonction des genres (Dufrêne E. et Terzo M., com. pers.) et les génitalia des mâles sont systématiquement exposés.

Les individus sont d'abord identifiés jusqu'au genre (Terzo et Rasmont, non publié), puis quand cela est possible, jusqu'à l'espèce grâce à des clés de détermination (Andrenidae: Schmid-Egger et Scheuchl, 1996), ou des collections de références. La difficulté des déterminations d'Apoïdes et le manque de documentation ne permettent pas d'aller jusqu'à l'espèce pour un certain nombre d'individus. Ces individus sont regroupés en morpho-espèces suivant les critères de

déterminations couramment utilisés (figure 70) et font l'objet d'une détermination précise par des spécialistes.

Par manque de temps, de clés d'identification et de spécialistes nous avons limité les identifications à l'espèce pour les genres suivants : *Andrena*, *Lasioglossum*, *Halictus*, *Bombus*, *Anthophora*, *Xylocopa*, *Dasypoda*, certaines *Osmia*, et certaines *Colletes*. Ils représentent cependant plus des $\frac{3}{4}$ du jeu de données global. Les genres pour lesquels nous ne sommes pas allés jusqu'à l'espèce sont donc les suivants : *Nomada*, *Sphecodes*, *Ceratina*, *Chelostoma*, *Coelioxys*, *Eriades*, *Eucera*, *Hylaeus*, *Megachile*, *Melecta*, *Mellita*, *Panurgus*, *Tetralonia* et *Anthidium*. Une liste des taxons contactés est disponible en annexe 5 de ce manuscrit.

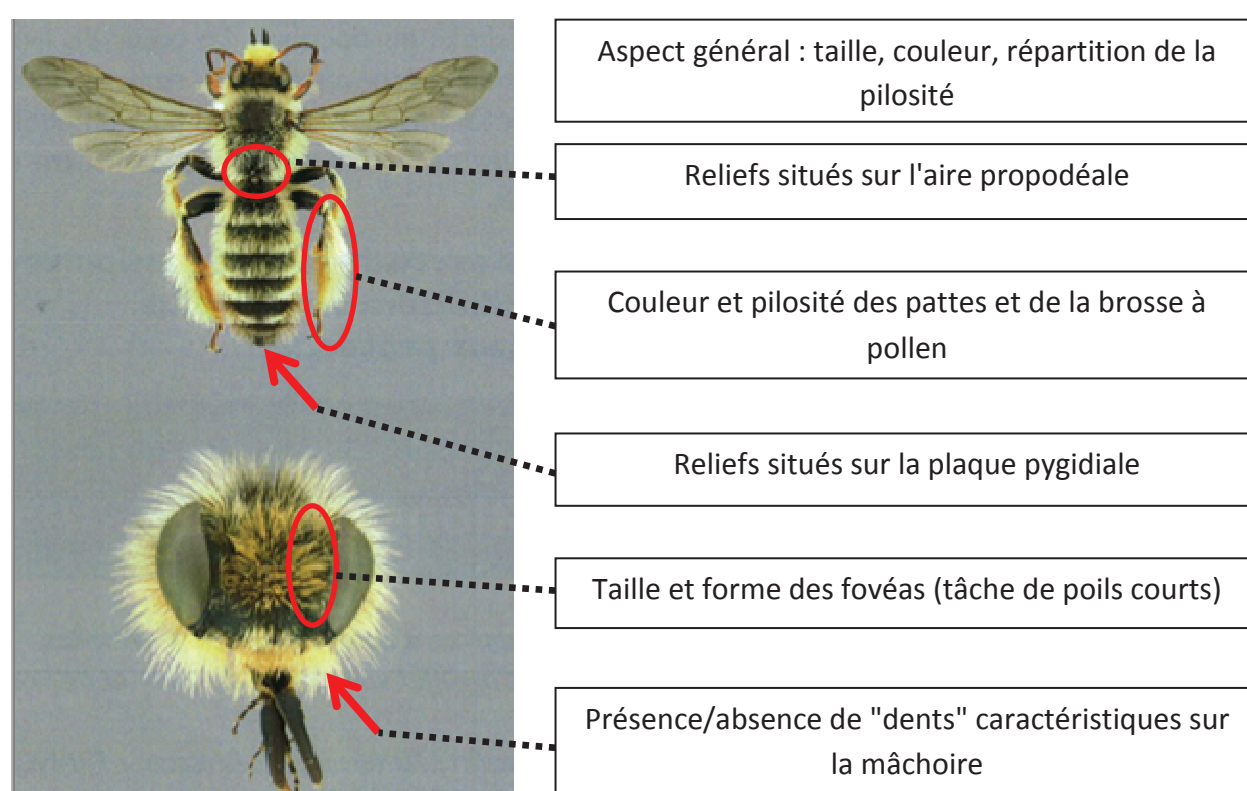


Figure 70 : Ensemble des critères morphologiques retenus pour la détermination de morpho-espèces (exemple sur une andrène). Photo: Michez D., Rasmont P., Terzo M., Vereecken N.J., 2011. Hyménoptères d'Europe, Volume 1, Abeilles.

XI.6. Relevés botaniques

XI.6.1. En 2011 dans les vergers et les colzas

Une variable floristique a été calculée dans l'environnement immédiat des pièges, sur l'ensemble des lisières, sur une bande de 72 m² (L=24m, l=3m), centrée sur le seau central (figure 71). Toutes les espèces en fleur au moment des passages, ont été recensées et un indice d'abondance a été calculé pour chacune de ces espèces de la manière suivante : 1= 1-30 fleurs, 2= 31-100 fleurs, 3= 101-500 fleurs, 4= 501-1000 fleurs, 5= + de 1000 (Carvell *et al.* 2004). Une unité florale a été comptabilisée pour les ombelles (e.g. *Tripleurospermum inodorum*), les têtes florales (e.g. *Trifolium repens*), les « épis » floraux (e.g. *Lamium purpureum*) ou les capitules (e.g. *Matricaria discoidea*). Chaque relevé de flore se déroulait pendant que les seaux étaient actifs (au bout d'une semaine) et était toujours effectués par la même personne.

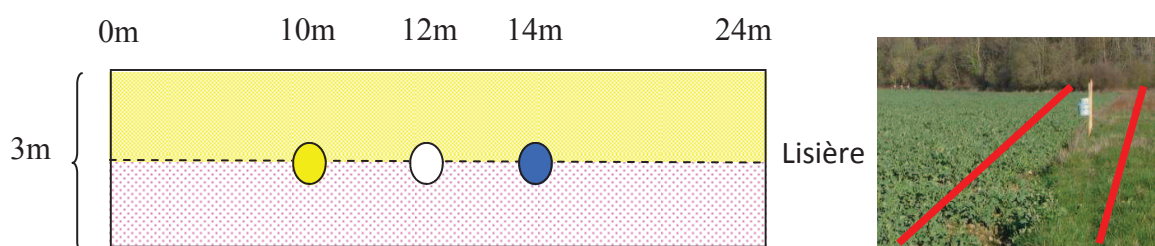


Figure 71 : Relevé botanique sur les lisières en verger et colza. Les ronds de couleurs figurent les seaux.

Une deuxième variable botanique a été mesurée, mais cette fois au sein des parcelles de colza et de verger, à au moins 30 mètres de la lisière forestière sur 5 placettes circulaires de 4 m² (rayon de 1,13 m) réparties sur 50 mètres (figure 72). Cette fois l'ensemble des plantes a été identifié et un indice de recouvrement a été affecté à chaque espèce de la façon suivante : 1 : < à 4% de recouvrement avec peu d'individus, 2 : < à 4% avec plusieurs individus, 3 : < à 4% avec beaucoup d'individus, 4 : 4-10% de recouvrement, 5 : 11-25%, 6 : 26-33%, 7 : 34-50%, 8 : 51-75%, 9 : 76-90%, 10 : 91-100%. Là encore, une seule personne s'est chargée des relevés.

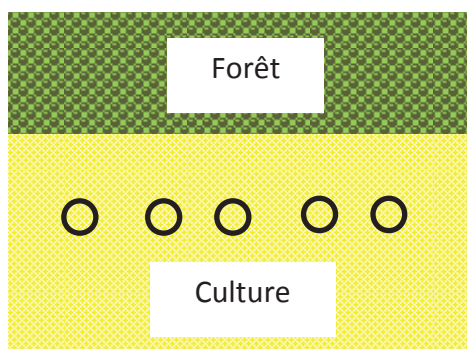


Figure 72 : Illustration des relevés botaniques au sein des cultures colza et verger. Les ronds figurent les 5 placettes circulaires.

XI.7. Analyses statistiques

Ici nous présentons un schéma général des analyses statistiques effectuées car elles sont ensuite détaillées dans chaque chapitre (figure 73).

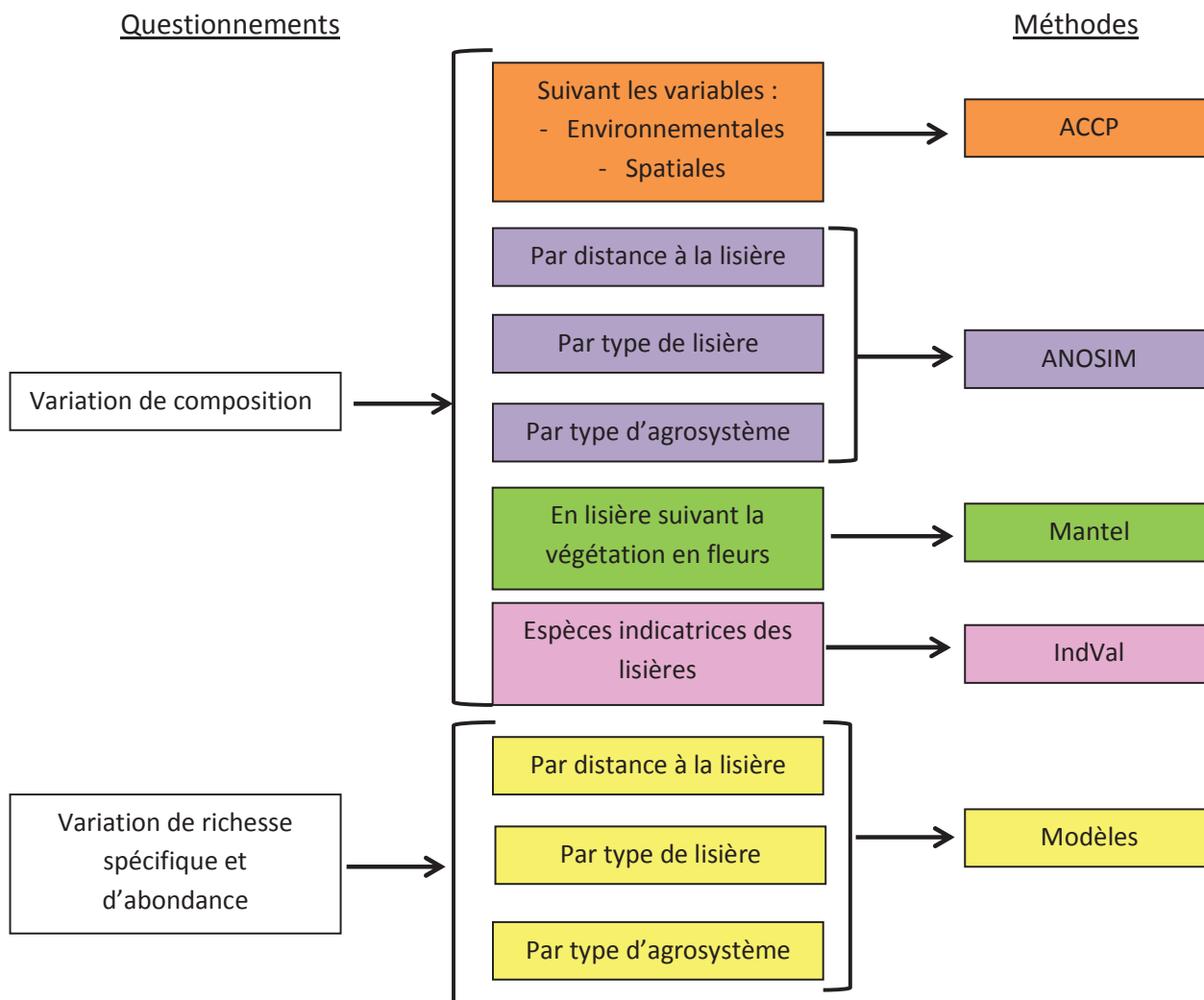


Figure 73 : Schéma général d'analyses statistiques effectuées dans cette thèse

xii. Chapitre 3 : Influence de la distance à la lisière forestière sur les abeilles présentes dans le colza :

Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. (article publié dans : *Ecology and Evolution*)

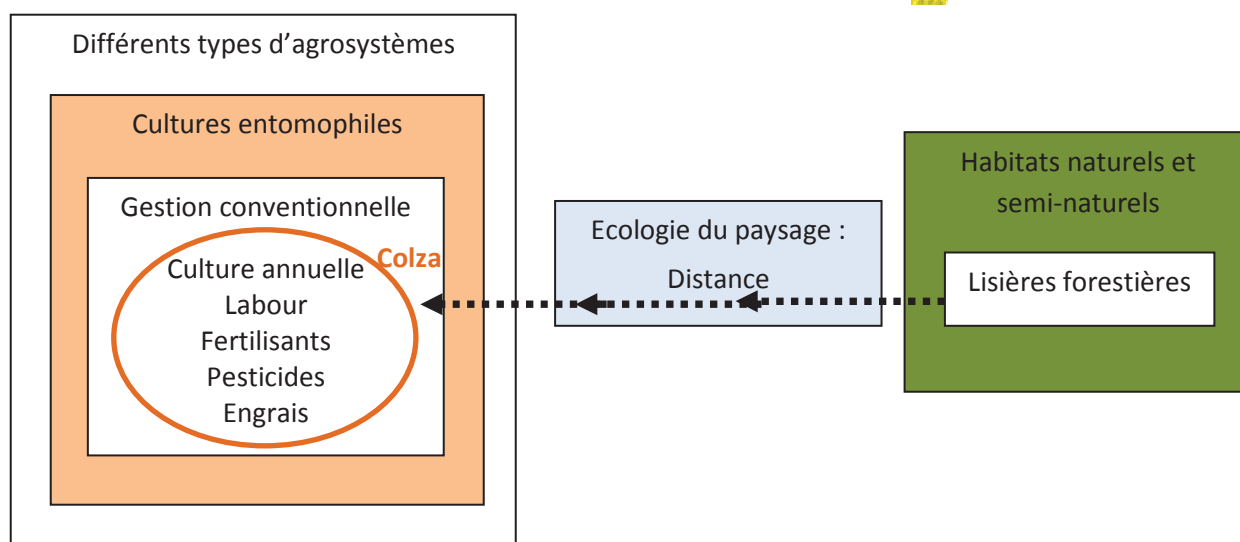
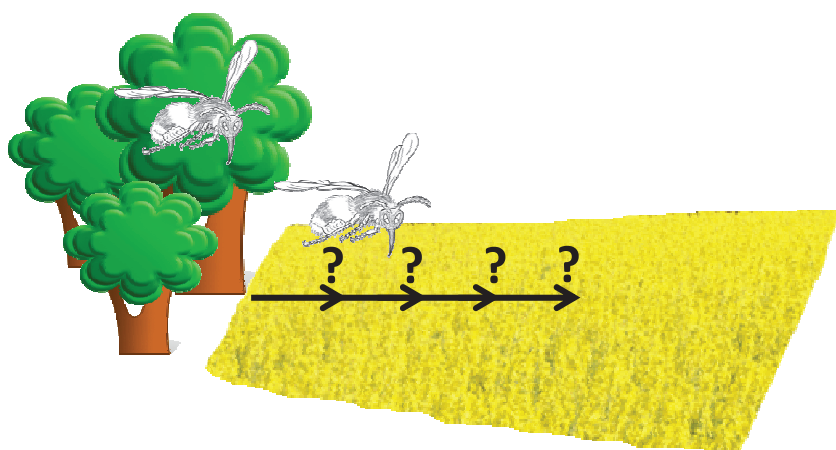
Bailey Samantha^(a), Requier Fabrice^{(b)(c)}, Nusillard Benoît^(a), Roberts Stuart P M^(d), Potts Simon G^(d), Bouget Christophe^(a)

(a) National Research Institute Sciences and Technologies Environment and Agriculture
Irstea, Res Unit Biodiversity
45290 Nogent-sur-Vernisson, France

(b) INRA, UE 1255, UE Entomologie, F-17700 Surgères, France

(c) Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France

(d) Centre for Agri-Environmental Research (CAER), University of Reading, UK



Résumé

Les pollinisateurs sauvages contribuent à améliorer la pollinisation du colza (*Brassica napus*) et augmentent ainsi les rendements observés. Plusieurs études ont déjà montré que les services de pollinisation sont plus importants dans les cultures voisines de parcelles de forêt ou d'autres habitats semi-naturels que dans les cultures complètement entourés par d'autres cultures.

Dans cette étude nous avons cherché à estimer quel était l'apport des lisières forestières au colza en terme de pollinisateurs. Notre étude s'est déroulée dans deux régions de France. Les abeilles ont été capturées à l'aide de pièges jaunes pendant la période de floraison du colza, à des distances croissantes depuis la lisière forestière. Ces lisières ont été séparées en lisières chaudes et froides.

Un total de 4 594 abeilles, représentant six familles et 83 taxons ont été collectées. Nous avons constaté que l'abondance des abeilles et la richesse des taxons étaient affectées négativement par la distance à la lisière forestière. Toutefois, les réponses varient selon les groupes d'abeilles et les orientations des lisières.

La DIT (distance inter-tégulaire) de chaque espèce représente un bon indicateur de leurs capacités de dispersion. Nos résultats suggèrent que ce trait morphologique limite les capacités de dispersion des individus au sein de la culture.

Nous avons trouvé une plus grande abondance des abeilles coucou des *Andrena* (les *Nomada* spp.) et des mâles d'*Andrena* spp sur la lisière forestière. Nous utilisons ces distributions d'abondance comme les indicateurs des sites de nidification, ou au moins d'accouplement, de certaines espèces abondantes d'*Andrena* et leurs parasites (figure 74).

Synthèse et applications. Cette étude fournit un des premiers exemples en milieu tempéré que les lisières forestières peuvent agir comme un réservoir de pollinisateurs potentiels pour les cultures en fournissant des sites de nidification ou d'accouplement pour un genre d'abeilles abondant au début du printemps. Nous concluons que les décideurs et les gestionnaires des espaces devraient prendre les lisières forestières en considération dans l'aménagement des espaces agricoles et encourager leur protection pour promouvoir les abeilles sauvages et leurs services.

Summary

Wild pollinators have been shown to enhance the pollination of *Brassica napus* (oilseed rape) and thus increase its market value. Several studies have previously shown that pollination services are greater in crops adjoining forest patches or other semi-natural habitats than in crops completely surrounded by other crops.

In this study we investigated the specific importance of forest edges in providing potential pollinators in *B. napus* fields in two areas in France. Bees were caught with yellow pan traps at increasing distances from both warm and cold forest edges into *B. napus* fields during the blooming period.

A total of 4,594 individual bees, representing six families and 83 taxa were collected. We found that both bee abundance and taxa richness were negatively affected by the distance from forest edge. However, responses varied among bee groups and edge orientations.

The ITD (Inter-Tegula distance) of the species, a good proxy for bee foraging range, seems to limit how far the bees can travel from the forest edge.

We found a greater abundance of cuckoo bees (*Nomada* spp.) of *Andrena* spp. and *Andrena* spp. males at forest edges, which we assume indicate suitable nesting sites, or at least mating sites, for some abundant *Andrena* species and their parasites (figure 74).

Synthesis and Applications. This study provides one of the first examples in temperate ecosystems of how forest edges may actually act as a reservoir of potential pollinators and directly benefit agricultural crops by providing nesting or mating sites for important early spring pollinators. Policy-makers and land managers should take forest edges into account and encourage their protection in the agricultural matrix to promote wild bees and their pollination services.

Keywords: *Andrena*, bee dispersal, ecosystem service, foraging range, *Nomada*, partial habitats, wild bees.

I. Introduction

Pollinators play an important functional role in most terrestrial ecosystems and provide a key ecosystem service (Ashman *et al.*, 2004). Insects, particularly bees, are the primary pollinators

for the majority of the world's angiosperms (Ollerton *et al.* 2012). Without this service, many interconnected species and processes functioning within both wild and agricultural ecosystems could collapse (Kearns *et al.* 1998). *Brassica napus* (oilseed rape, OSR) represents the most widespread entomophilous crop in France with almost 1.5 Mha in 2010 (FAOSTAT August 10th, 2012). Results differ among varieties, but even though it seems that OSR produces 70% of its fruits through self-pollination (Downey *et al.* 1970 in Mesquida and Renard 1981) native bees are also known to contribute to its pollination (Jauker *et al.* 2012; Morandin and Winston 2005). Bee pollination leads to improved yields (Sabbahi *et al.* 2005; Steffan-Dewenter 2003b) and to a shorter blooming period (Sabbahi *et al.* 2006), thus increasing the crop's market value (Bommarco, *et al.* 2012). The most widely used species in crop pollination is the honeybee (*Apis mellifera* L) which is sometimes assumed to be sufficient for worldwide crop pollination (Aebi and Neumann 2011). However, this assertion has been questioned by different authors (Ollerton *et al.* 2012) and several studies show that many wild bees are also efficient pollinators of crops (Breeze *et al.* 2011; Klein *et al.* 2007; Winfree *et al.* 2008). Recently Garibaldi *et al.* (2013) found positive associations of fruit set with wild-insect visits to flowers in 41 crop systems worldwide. They demonstrate that honeybees do not maximize pollination, nor can they fully replace the contributions of diverse, wild insect assemblages to fruit set for a broad range of crops and agricultural practices on all continents with farmland. Unfortunately, not only are honey bees declining due to a variety of different causes (vanEngelsdorp *et al.* 2009), wild bee populations are also dwindling (Potts *et al.* 2010). Their decline has been documented in two Western European countries (Britain and the Netherlands) by comparing data obtained before and after 1980 (Biesmeijer *et al.* 2006). These losses have mostly been attributed to the use of agrochemicals, the increase in monocultures, the loss of semi-natural habitat and deforestation (Brittain and Potts 2011; Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Steffan-Dewenter and Westphal 2008).

Several studies have shown the importance of natural or semi-natural habitats in sustaining pollinator populations or pollination services close to fruit crops (Carvalho *et al.* 2010; Greenleaf and Kremen 2006a; Kremen *et al.* 2004, Steffan-Dewenter 2003a). Morandin and Winston (2006) presented a cost–benefit model that estimates profit in OSR agroecosystems with different proportions of uncultivated land. They calculated that yield and profit could be maximized with 30% of the land left uncultivated within 750 m of field edges. Other studies

have demonstrated a negative impact of the distance from forests on pollination services or bee abundance and richness both in tropical ecosystems (Blanche, Ludwig and Cunningham 2006; Chacoff and Aizen 2006; De Marco and Coelho 2004) and in temperate ecosystems (Arthur *et al.* 2010; Hawkins 1965; Taki *et al.* 2007; Watson, *et al.* 2011).

These studies all suggest that natural or semi-natural habitats are important sources of pollinators, probably because they provide “partial habitats” (Westrich 1996) such as complementary mating, foraging, nesting and nesting materials sites that bees need to complete their life cycle. In this study, we focused on the effect of distance to forest edge on bee assemblages in OSR ecosystems. Forest edges could provide one or more important partial habitats for different bee species in agricultural landscapes, in particular when associated with a mass-flowering crop such as OSR (Le Féon *et al.* 2011). For example, the availability of untilled soil and dead branches might provide ground-nesting and cavity-nesting bee species with numerous nesting sites. Moreover, during spring at least, the understory and the forest edge can provide cover containing flowering plants and wild trees such as *Prunus spp*, *Castanea sativa* or *Salix spp* and thereby allow bees to find alternative floral resources.

During spring 2010 and 2011, in two areas in France, we examined wild bee abundance and taxa richness both along forest edges and inside OSR fields at different distances from the forest. Like other taxa, bees respond to environmental variables according to their biological traits that determine access and requirements for nesting, mating and forage resources, species mobility or physiological tolerance. Specifically, we hypothesized that: (1) bee abundance, species richness and composition of bee communities within the crop field are dependent on the distance from the forest edge (where complementary floral resources, nesting sites, shelters, etc. can be found) and on the orientation of the forest edge; (2) the identity of bees in the crop is related to their foraging range which we measured with the ITD (Inter-Tegula Distance); (3) the forest edge may be the nesting or mating sites for cavity-nesting or ground-nesting bees such as *Osmia spp* or *Andrena spp* which are important groups of potential early spring pollinators for OSR.

II. Materials and methods

1. Study sites

The field work was conducted in 2010 near Orleans, France (latitude 47.8537191, longitude 2.7499075) and in 2011 in the same area and in addition, near Toulouse, France (latitude 43.3030938, longitude 0.9914780). These two study areas are 700km from each other. In 2010, we selected eight fields sown with *B. napus* and in 2011 a total of ten fields in both areas (figure 75). The 28 fields were selected with at least one of their sides directly adjacent to a forest with indigenous deciduous tree species (mainly *Quercus*, *Carpinus* and *Populus* spp.). We classified 11 forest edges as “cold orientation” (northern and eastern exposure) and 17 forest edges as “warm orientation” (southern and western exposure) according to the amount of Celsius degree they received during the day. The fields we selected in 2010 and 2011 had forest edges of at least 100m in length. In 2010, we had two study point distances from forest edge, 50m and 200m. Our 200m study points were distant from other edges by at least 200m. In 2011, we also had two study point distances from forest edge, 10m and the further one varied from 30m to 230m (figure 76).

2. Bee sampling

We used yellow pan traps to sample bees while the OSR was in bloom; this is a common passive sampling method (Dafni *et al.* 2005 in Westphal *et al.* 2008). The traps were plastic bowls (approximately 30cm in diameter and 23cm in height) with an UV-reflecting paint (S.P.R.L, Spray-color 18 133UK, Brussels, Belgium) sprayed on the inside. They were mounted on wooden poles at vegetation height (Westphal *et al.* 2008) and filled with approximately 2.4L of water, 0.6L of monopropylene glycol for conservation and a few drops of liquid soap to lower surface tension, then were exposed for 15 days during the blooming period. In 2010, we placed two pan traps at each distance from forest edge: 0m (forest edge), 50m and 200m into the crop. In 2011, we placed one pan trap at each distance: 0m (forest edge), 10m and a third location varying between 30 and 230m into the crop. Collected specimens were stored in a freezer, then dried, mounted and identified to the species level when possible. Some

specimens could only be determined to the genus (*Nomada*, *Sphecodes*) or sub-genus (*Micrandrena*) level. The specimens were also separated into males and females.

3. Data analysis

3.1 Hypothesis 1: bee abundance, species richness and composition of bee communities within the crop field are dependent on the distance from the forest edge and forest edge orientation

We constructed generalised additive mixed models (R; mgcv package) to test our hypotheses about total bee abundance and bee species richness as a function of distance and orientation (2 level categorical variable specifying a cold or warm orientation). In addition to the interaction between distance and orientation, we included year (n=2) and field area (n=2) as additional fixed effects and the field identity (n=28) as a random effect. Residuals analyses motivated us to use a Poisson distribution for the abundance and a normal distribution for the species richness (Table 12). In our analysis of species richness, we also included total abundance as a covariate. To examine how the composition of the bee community varied with distance and orientation, we used Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) (R package: vegan, function: capscale). This method allowed us to quantify and test the individual contribution of qualitative variables (year, geographic area, field and orientation) and the quantitative variable (distance) to variations in total assemblage composition. We used the Jaccard similarity index and carried out an inertia partitioning to estimate the total variance in assemblage composition, total constrained inertia (i.e. explained by all the variables included in the model) and the relative individual contribution of each variable to the constrained inertia (Anderson and Willis 2003).

3.2 Hypothesis 2: the identity of bees in the crop is related to their foraging range

To examine how bee identity varied with distance and orientation of forest edge we examined how the mean female ITD (Inter-Tegular Distance: the distance between the bases of the two wings) varied with distance and orientation. As above, we modelled the mean female ITD using a generalised additive mixed model. In addition to the interaction between distance and

orientation, we included year (n=2) and field area (n=2) as additional fixed effects and the field identity (n=28) as a random effect. We used a normal distribution and we also included total abundance as a covariate. Only females and traps with at least two specimens were included in this analysis (2 traps were therefore excluded). Males were not included in the analysis of mean ITD because they do not take care of brood so they do not collect pollen; their principal requirement is finding females with which to mate. On the contrary, females take care of the brood so they must find appropriate nesting sites and supply the larvae with food. Moreover, females exhibit central-place foraging so they actively travel from crop to nest. They are the actual OSR pollinators. The parasites *Bombus* (*Psithyrus*), *Nomada* and *Sphecodes* were not included in the analysis of the mean ITD because they also do not take care of their broods; their presence or movements may be more linked to their nest host (Williams *et al.* 2010).

3.3 Hypothesis 3: the forest edge may be the nesting or mating sites for cavity-nesting or ground-nesting bees

To estimate the importance of forest edge for ground or cavity nesting bee we constructed a generalized additive mixed model as above. We focused only on the *Andrena* responses because (i) other groups such as the cavity-nesting bees (*Osmia spp*) were probably underestimated because of the sampling method used (Sobek *et al.* 2009; Westphal *et al.* 2008); (ii) *Andrena* were the only taxa whose males and parasites had already emerged and could be used as indirect indicators of nesting or mating sites; and (iii) other studies in similar areas had already shown that *Andrena* are important visitors to *B. napus* (Delbrassine and Rasmont 1988 ; Le Féon *et al.* 2011).

We investigated the response of *Andrena* females and males separately. For *Andrena* females, our model contained the interaction between distance and orientation and we included year (n=2) and field area (n=2) as additional fixed effects and the field identity (n=28) as a random effect. Residuals analysis suggested a Poisson distribution. For the analysis of *Andrena* males we further included a factor structuring the variance of error using the “weights” distribution function (varpower). In this case we used a Gaussian distribution (Table 12).

Finally, for this hypothesis we also examined the response of the *Andrena* cleptoparasites, *Nomada*, using the same model structure as for *Andrena* males.

III. Results

A total of 4,594 individuals representing 83 taxa from 6 families and 12 genera were recorded. The most abundant families were *Halictidae* (49.1% of total abundance; 31 species) and *Andrenidae* (39.5% of total abundance; 36 species). Their parasites, *Sphecodes* (12 specimens) and *Nomada* (191 specimens, 101 females, 90 males) respectively, represented 4.4% of the total abundance. The *Apidae* (*Apis* and *Bombus* spp.) family represented only 5.7% of total abundance. Furthermore, all *Bombus* spp. were queens indicating that colonies had not yet been established at the time of the study. The *Bombus* parasites (*Bombus (Psithyrus) rupestris*, *Bombus (Psithyrus) sylvestris* and *Bombus (Psithyrus) vestalis*) with a total of 27 specimens accounted for 0.6% of total abundance. Females for all taxa combined represented 89.1% of total abundance with 4,095 specimens, and males only 10.9% (499 specimens) with *Andrena* and *Nomada* males making up respectively 74.5% and 18% of male abundance (figure 77). *Halictidae* and *Apidae* males emerge later and were therefore absent in our samples.

1. Hypothesis 1 : bee abundance, species richness and composition of bee communities within the crop field are dependent on the distance from the forest edge and forest edge orientation

Distance had a significant negative effect on total abundance and richness (Table 12). The orientation of forest edge and its interaction with distance had no significant effect on total abundance, richness, abundance of *Andrena* males and females mean ITD (Table 12). We observed a positive effect of the interaction between cold orientation and distance on *Andrena* females and *Nomada* abundance. In other words, we observed a decrease in *Andrena* females and *Nomada* abundance with increasing distance from warm edges. Conversely, we observed an increase in *Andrena* females and *Nomada* abundance with increasing distance from cold edges (supplementary materials). However, for the *Nomada*, the model did not describe the data very well.

Inertia partitioning by CAP (Canonical Analysis of Principal Coordinates) showed that distance provided the second largest contribution to the variance in bee assemblages (29.4%), the first

explanatory variable being the field ID (48.8%). Distance and field ID were the only significant variables with an independent contribution; the others had only joint contributions (Table 13).

2. Hypothesis 2: the identity of bees in the crop is related to their foraging range

Distance had a significant positive effect on mean female ITD (figure 78). In other words, the further away collected bees were from the edge, the larger they were (Table 12).

3. Hypothesis 3: forest edge as nesting or mating sites for *Andrena*

For the *Andrena*, both females and males were negatively affected by longer distances. *Nomada* were also apparently negatively affected by longer distances; however, the model did not describe the data very well (Table 11). Even so, we decided to retain this model because of the high proportion of *Nomada* present at forest edges (81.7% of their total abundance).

IV. Discussion

1. Hypothesis 1 : bee abundance, species richness and composition of bee communities within the crop field are dependent on the distance from the forest edge and forest edge orientation

In our study, we found a negative effect of distance from forest edge on bee abundance and richness. Distance also greatly affected assemblage composition. Our results provide evidence that distance strongly determines the spatial distribution of bees in the OSR field. In a meta-analysis, Ricketts *et al.* (2008) showed that native pollinator visitation rate drops to 50% of the maximum at a location 668m away from natural habitats. Some other studies focusing on the effect of forest on bee visits or pollination services are consistent with these results (e.g. Chacoff and Aizen 2006; De Marco and Coelho 2004; Hawkins 1965). Together with ours, these studies highlight that forest edges are likely to be a pollinator source for different crops. Indeed, forest edges present a complex vertical structure and undisturbed soil offering shelter for all bees and a wide range of nesting sites for both cavity- and ground-nesting bee. In

addition, they provide a diversity of floral resources throughout the bee's activity period. Finally, these studies also suggest that the pollination of the mass flowering crop, OSR, could be negatively affected by too great distance from the forest (Morandin and Winston 2005), unless the few species that venture farther afield can provide on their own the supplementary pollination necessary for the crop.

We also observed a positive effect of the interaction between cold orientation and distance on *Andrena* females and *Nomada* abundance. This is consistent with the ecological requirements of solitary bees; they are thermophilous insects so they prefer warm exposed sites for foraging. They may therefore travel further into the field to forage in well exposed areas. Moreover, rapeseed flowering could be sparse and occur later along cold forest edges. In that case, bees would probably forage further into the crop where better exposure has encouraged more abundant floral resources.

2. Hypothesis 2: the identity of bees in the crop is related to their foraging range

In contrast to Lentini *et al.* (2012), we found that larger female bees were found in the fields further from the forest edge. However, all the fields in Lentini *et al.*'s study contained small untillied areas that could have provided alternative nectar sources or nesting sites and acted as local population sources within the otherwise homogeneous fields. Arthur, Henry and Cunningham (2010) also presumed that the absence of an edge effect on solitary bees in OSR might indicate that some bees were nesting inside the crop fields; with minimum tillage technique ground-nesting may be possible. In our study, we assumed that: (i) the recorded taxa could not nest in the field itself since mechanical tillage was carried out at least once a year, and (ii) some taxa must have covered distances of up to 230m to reach the OSR field from their nesting sites on the forest edge. We hypothesized that females would be distributed according to their foraging range, calculated by measuring their ITD (Greenleaf *et al.* 2007). In our study, we found that mean ITD increased with distance from forest edge. Overall, we found that distance was the second most important explanatory factor for the variance in bee communities. For large taxa, the higher energy consumption required to fly further may well be compensated for by less competition for forage resources. The social taxa, *Bombus* spp. and *A. mellifera*, may benefit even more than solitary taxa from the lower competition in the centre of

the plot because they need to store large amounts of resources to start colonies (Herrmann *et al.* 2007; Westphal, *et al.* 2009). Additionally, the decline in total bee abundance with increasing distance into the OSR field may reflect a dilution effect: pollinators in the middle of the field have more flowers to choose from away from the forest edge (Arthur *et al.* 2010). Indeed, even though several species of solitary bees have been found to be able to return from distances of up to 400 meters (Zurbuchen *et al.* 2010b, 2010c), the smaller species' foraging ranges probably remain rather limited if resources are abundant nearby. This could result in a negative impact on pollination efficiency far from the forest edge with a decrease in interspecific interactions (Greenleaf and Kremen 2006b).

3. Hypothesis 3: forest edge as nesting or mating sites for *Andrena*

Wild bee nests are difficult to locate in the field (Waters *et al.* 2011), unless a very limited area is intensively studied. Therefore, we decided to use the distribution patterns of males and nest parasites as general indicators of the areas likely to be used by *Andrena* for nesting or mating; indeed these two groups' activity is mostly, though not exclusively, focused around nesting or mating sites rather than forage sites (Eickwort and Ginsberg 1980). *Andrena* males patrol areas, marking vegetation with mandibular gland secretions around the nesting sites of females or their food plants (Ayasse, Paxton and Tengo 2001; Tengo 1979) or actively search for receptive females at emergence sites (Butler 1965; Tengo 1979). The reproductive success of *Nomada* depends on the capacity of females to find host nests and gain entry into them (Cane 1983; Tengo and Bergstrom 1977). In our study, the preference shown by both *Andrena* males and their cleptoparasites for forest edges indicates suitable nesting, or at least mating sites, for some abundant *Andrena* species and their parasites. This is consistent with Calabuig (2000) who found that the abundance of males and inquilines was significantly higher along forest edges than along several of the other linear habitats tested. Moreover, we observed that several abundant females (*A. haemorrhoa*, *A. nitida*, *A. nigroaenea* and *A. cineraria*) occurred at different distances while their males were most abundant along forest edges. Therefore, forest edges may not just be "partial habitats"; they could be a population sources for potential pollinators to OSR fields.

4. Implications for bee conservation and agricultural landscape management

The main objective of this study was to assess whether forest edges are an important partial habitat for potential OSR pollinators. Our results clearly support this assumption. We found that the forest edge is likely to be a nesting site and/or mating site for an important group of pollinating bees, the *Andrenidae*. Furthermore, the forest edge is a potential foraging site for all bees because of the early spring flowering trees or forbs it contains. Therefore, taking into account the proportion of forest edges around a field could be an indirect way to measure direct factors such as food availability or the presence of suitable pollinator nesting sites and/or mating sites in a landscape (Roulston and Goodell 2011), at least during spring. We also show that forest edge value may vary depending on micro-climatic conditions such as the amount of sunlight it receives. We therefore recommend that future studies include forest edges and seasonality as explanatory variables to explain bee abundance or richness in a given landscape. The decrease in pollinators with distance seems to be caused by flight costs as indicated by the mean increase in bee size with distance. Therefore, preserving untillied conservation land inside crop fields may be a way to offset the absence of bees in large fields with distant forest edges (Lentini *et al.* 2012). Brosi *et al.* (2008) proposed a model farm configuration that would maximize crop yield; the highest-yield farm designs were those with a relatively small area of pollination reservoirs, suggesting a conservation strategy of small parcels of service-providing habitat interspersed throughout working landscapes. However, small pollination reservoirs are probably not complete habitats in themselves, so this farm design is likely to be dependent on bee flight range and their ability to disperse throughout the crop matrix (Bommarco *et al.* 2010). All these results suggest that forest edges are important sources of pollinators because they provide different “partial habitats” for bees (Westrich 1996). However, forest edges need to be spatially well integrated into the agricultural matrix: (i) to promote bee populations, (ii) to ensure pollination services and (iii) to enhance opportunities for colonization via connecting habitats (Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Unfortunately, trees are often negatively perceived by farmers because they compete with crops for sunlight, nutrients or water (Huth *et al.* 2010). Yet, studies show that forest edges or trees may provide several additional ecosystems services such as pest control (Bianchi *et al.* 2005; Stutz *et al.* 2011), soil quality improvement, water regulation (Tsonkova *et al.* 2012) and wind breaks (Brandle, Hodges and Zhou 2004). The loss in

crop yield induced by forest edges should therefore be weighed up against the potential ecological benefits gained. We recommend that forest edges should be included in agro-environmental schemes and “green belt networks” (<http://www.legrenelle-environnement.fr/spip.php> MEEDDM, 2010) to promote bee populations, bee biodiversity and diverse ecosystem services. We also recommend that forest edges should be associated with other agro-environmental schemes, such as fallow land or hedgerows, to supply partial habitats for different bee species throughout the bee’s seasonal activity (Hannon and Sisk 2009; Lye *et al.* 2009).

Acknowledgements

We greatly thank Eric Dufrêne, David Genoud, Sébastien Patiny, Alain Pauly, Pierre Rasmont, Michaël Terzö and Erwin Scheuchl for bee identification, Julien Fleury, Nicolas Lagarde and Carl Moliard who took part in data collection and in specimen preparation before identification and Annie Ouin, Marc Deconchat, Jérôme Willm, Phillippe Caniot, Bruno Dumora and Martin Vigan for their data collection in the South of France. We also thank Philip Roche, Mickaël Terzö, Mickaël Henry, Serge Gadoum, Eric Dufrêne and Emilie Andrieu for discussions on the project. We are also grateful to the landowners who granted us access to their land and Vicki Moore for checking the English language. Andrew Bates, Andrew Beckerman and an anonymous reviewer significantly helped us to improve the manuscript. The contributions by S.G.P and S.P.M.R were supported by the STEP-project (Status and Trends of European Pollinators, grant no. 244090 – STEP – CP – FP). This research was funded by the French Ministry in Charge of the Ecology through the BGF program (convention Bilisse 10-MBGD-BGF-4-CVS-084, n°CHORUS 2100215042). Part of this work was also funded by two grants from Irstea and the “Conseil Régional du Centre”.



Figure 74: Left, a *Nomad asp* male; right, an *Andrena* sp male

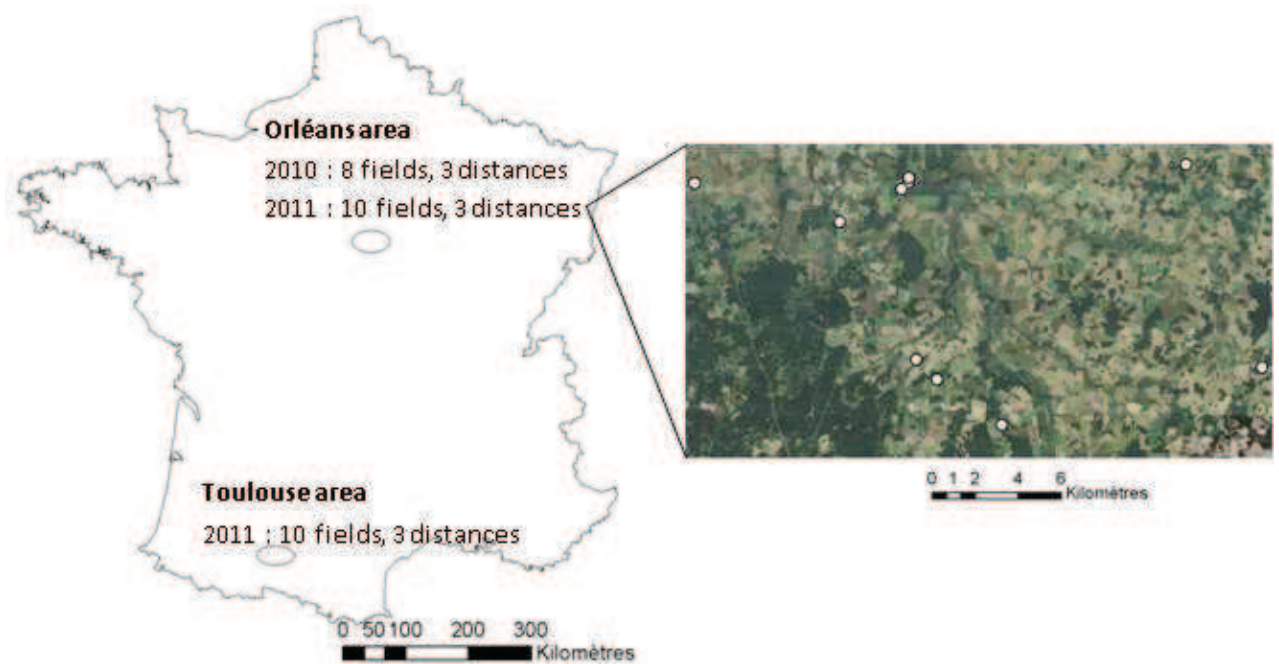


Figure 75: Location of study areas and spatial arrangement of our sampling design

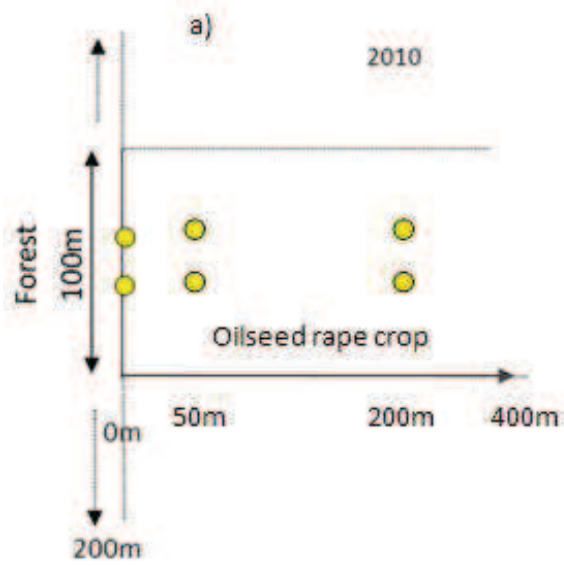
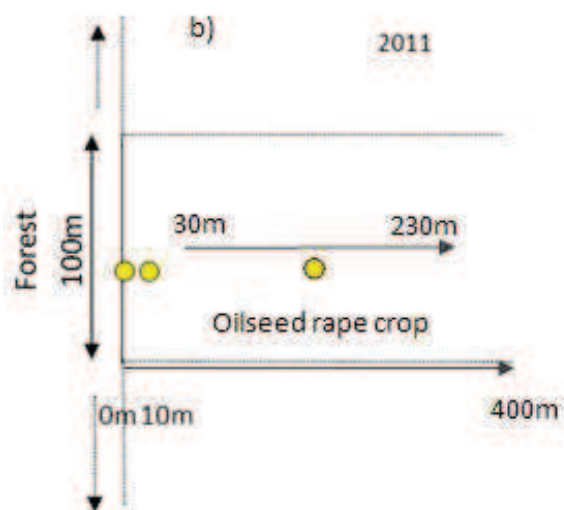


Figure 76: Design used to survey bees in oilseed rape crops at different distances from the forest edge. Circles represent yellow pan-traps



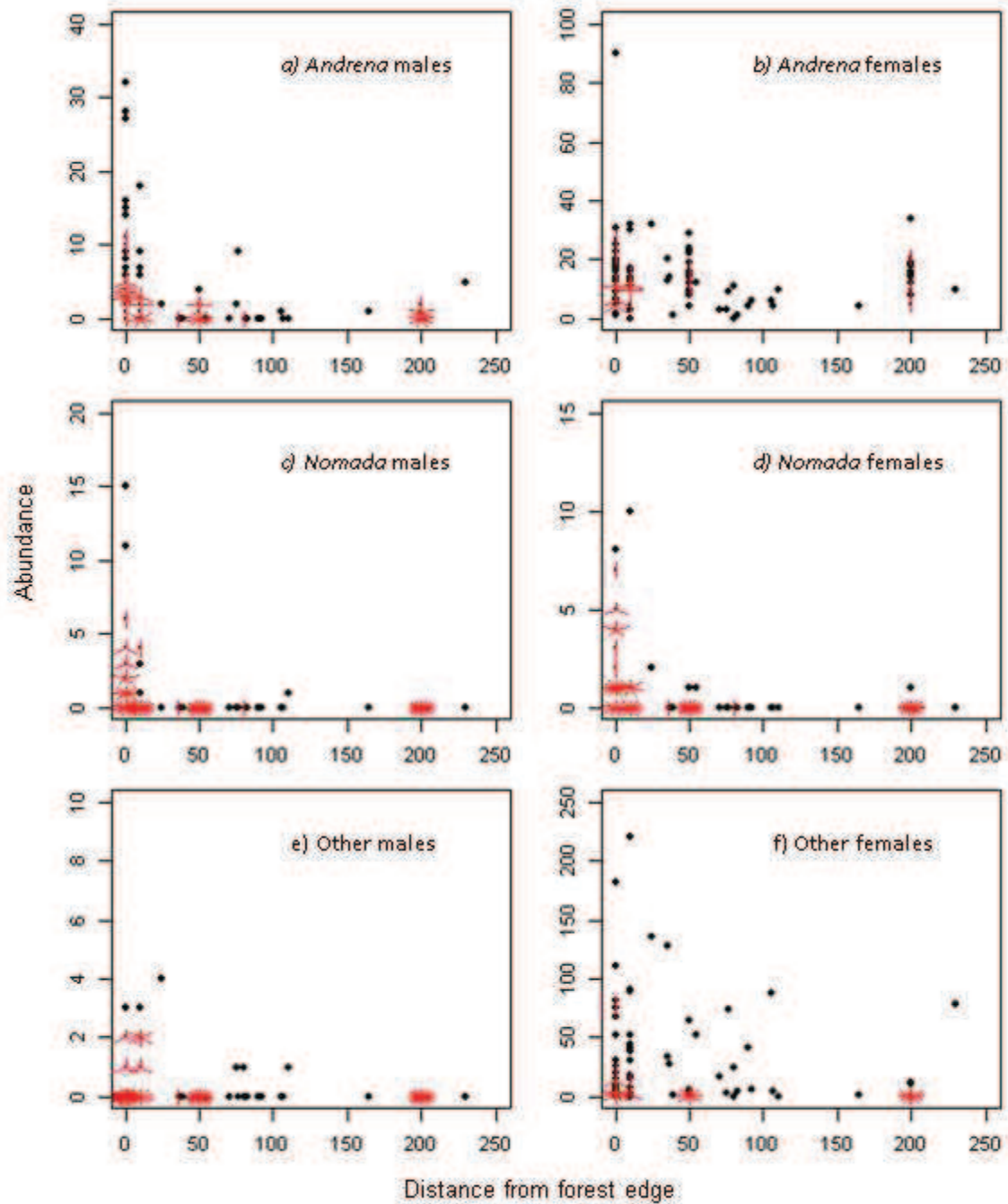


Figure 77: Abundance as a function of distance from forest edge for different bee groups. We show absence and presence values and use different scales on Y-axes for clarity. Multiple points are plotted as “sunflowers” with multiple leaves (“petals”) such that over-plotting is visualized

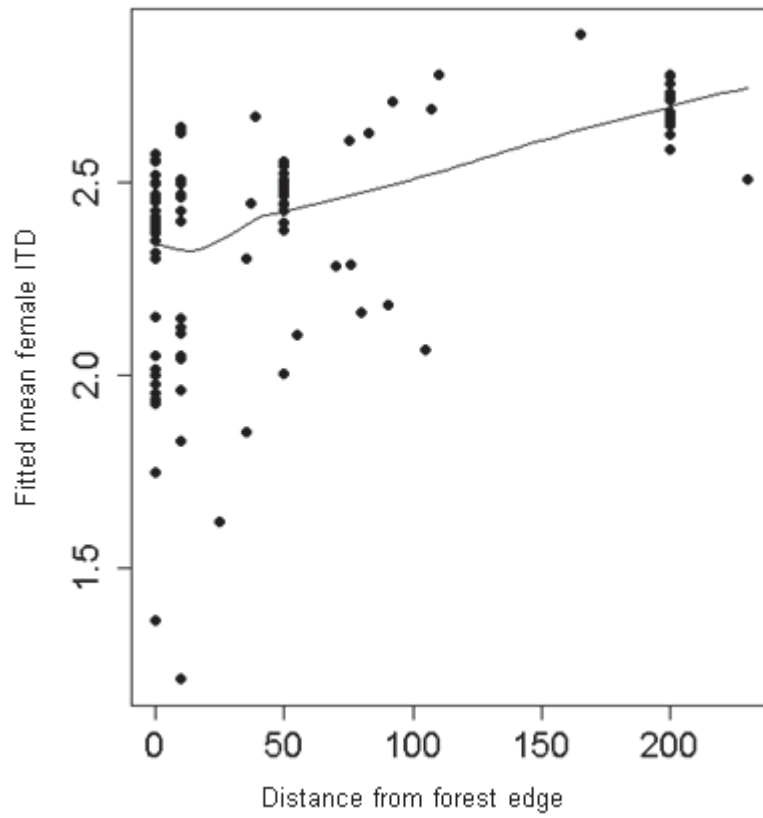
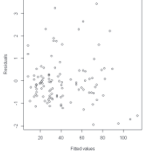
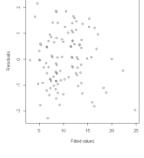
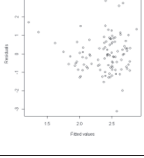


Figure 78: Fitted GAMM model of the response of female mean ITD including distance, year, female abundance and geographical coordinates as fixed factors and field ID as random factors.

Table 12: Estimates (+/- SE) of ecological effects from Generalized Additive Mixed effect Models for bee abundance, species richness, mean female ITD, *Andrena* females and males and *Nomada*. Probability (p) of a significant difference between values is indicated by: NS=not significant, *p<0.05. **p<0.01. ***p<0.001.

Biological traits	sex	Abundance	Distance	Orientation (c=cold)	Interaction DFE * orientation (c=cold)	Family distribution	Model fit
Total Abundance			*** -0.0063 0.0018	NS	NS	Poisson	
Richness		*** 0.0618 0.0082	*** -0.0216 0.0055	NS	NS	Gaussian	
Female mean ITD (without parasites)		*** -0.005 0.0008	* 0.0013 0.0005	NS	NS	Gaussian	

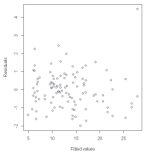
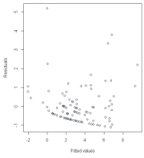
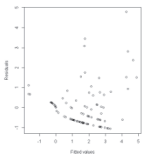
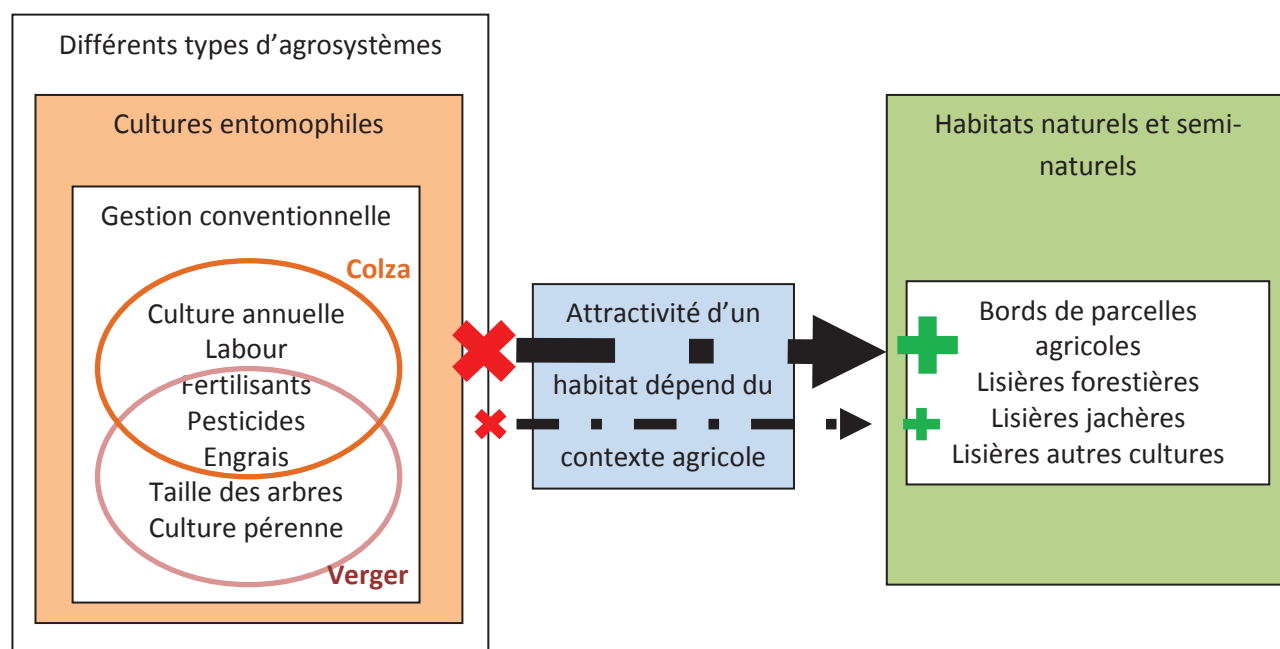
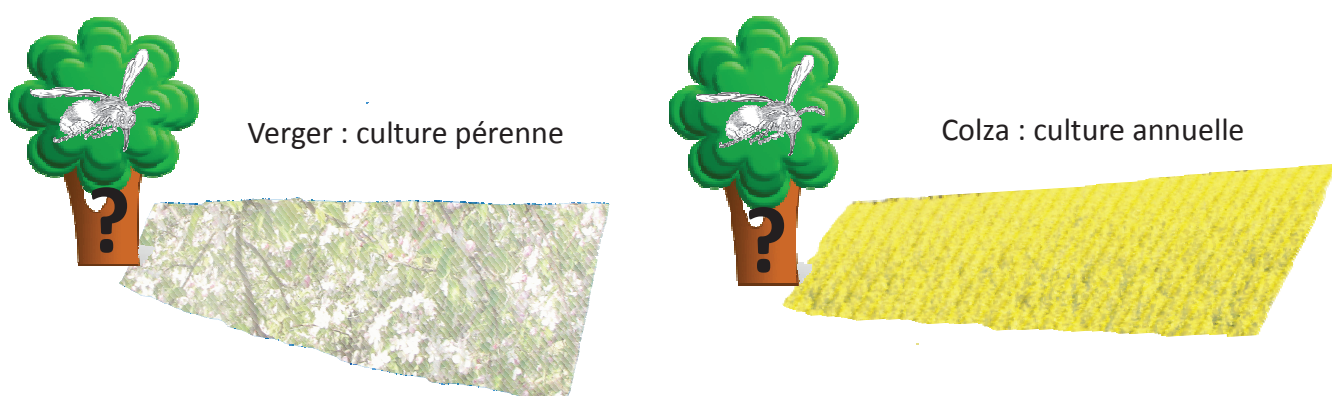
<i>Andrena</i> female		*** -0.0042 0.0011	NS	c** 0.0049 0.0016	Poisson	
<i>Andrena</i> male		*** -0.0256 0.0055	NS	NS	Gaussian	
<i>Nomada</i>		*** -0.0216 -0.0037	NS	c** 0.0108 0.0040	Gaussian	

Table 13: Results of the Canonical Analysis of Principal Coordinates on the bee assemblage for the five factors.

	Total inertia	Pr(>F)	% constraint inertia	% own contribution	% joint contribution
field ID	70.54	0.005	48.8%	13.1%	86.9%
distance	42.55	0.005	29.4%	15.7%	84.3%
area	20.29	0.005	14.0%	0.0%	100.0%
year	8.69	0.005	6.0%	0.0%	100.0%
orientation	2.56	0.067	1.8%	0.0%	100.0%
residuals	8.64				

XIII. Chapitre 4 : L'importance des lisières forestières, en tant qu'habitat davantage favorable aux abeilles que le cœur de champ, varie-t-elle en fonction de l'intensité des pratiques agricoles réalisées dans la culture adjacente ? (short note en préparation)

Do field margin-center contrasts for wild bee populations vary with crop types?



Résumé

Nous comparons ici les différences d'assemblages d'abeilles sauvages entre le cœur et la bordure de 2 cultures entomophiles, le colza (OSR) et le verger (AO). Ces deux systèmes d'exploitation diffèrent sur trois points principaux: (i) le labour mécanique est effectué au moins une fois par an dans le colza contrairement au verger, (ii) le sol du verger comporte un couvert de plantes vivaces contrairement au colza et (iii) le verger présente une structure verticale, avec une strate d'arbres et une strate herbacée coexistant dans la culture, contrairement au colza. Dans le cas du colza, nous avons supposé que les abeilles se concentrent sur les bords de champ puisqu'elles ne peuvent pas trouver des ressources florales alternatives dans le champ alors que les abeilles en verger se répartissent plus équitablement entre les bords et le centre du champ, car elles peuvent trouver des ressources aux deux emplacements. L'hypothèse principale stipule donc que le contraste entre le centre et les bords du champ est plus fort en colza qu'en verger.

Nous avons comparé les assemblages d'abeilles entre le centre du champ (colza et verger) et différentes bordures (forêt, jachère et champ de céréales). Nous avons sélectionné dix champs de *Brassica napus* (colza, OSR) près d'Orléans et 11 vergers de pommiers (*Malus* sp) près de Bourges. Au total, nous avons échantillonné 21 lisières de forêts, 12 bordures de jachères et 12 bordures de champs de céréales. Nous avons utilisé des pièges colorés pour échantillonner les abeilles, pendant que les champs étaient en fleurs.

Contrairement à ce que nous attendions, nous n'avons pas trouvé un contraste plus fort entre les bords et le centre de champ pour le colza que le verger, sur toutes les variables testées (composition spécifique, abondance et richesse totale des abeilles, abondance des abeilles nidifiant au sol et nidifiant dans des cavités d'arbres).

Même si le labour mécanique est pratiqué au moins une fois par an dans le colza, il semble que cela n'a pas d'incidence sur la présence d'abeilles nidifiant au sol par rapport au verger. Plusieurs études ont déjà suggéré que la nidification serait possible dans les champs de colza pour certaines espèces, probablement en fonction de la profondeur à laquelle les abeilles creusent leur nid.

Notre hypothèse que la présence de ressources florales alternatives dans le verger le rendrait plus attrayant en fournissant une offre plus continue de ressources florales et augmenterait l'abondance et la diversité des abeilles dans le verger, n'est pas validée. Il semble en fait que

verger et champ de colza ne sont pas différents en termes de richesse floristique. D'autre part, dans les vergers gérés de façon classique, les arbres sont régulièrement taillés et traités, ce qui ne permet pas la présence de cavités naturelles.

Les assemblages d'abeilles dans les vergers et les champs de colza sont assez semblables dans nos sites d'étude pendant la période de floraison, puisque les contrastes entre le centre et les bords du champ sont les mêmes dans les deux systèmes.

Nous recommandons que les futures études évaluent le potentiel de différentes cultures en termes de ressources florales alternatives et de sites de nidification à différents moments de l'activité des abeilles.

I. Introduction

Pollination is one of the world's most important ecosystem services and is crucial to agricultural production (Constanza *et al.* 1997). The economic value of pollination services for agriculture at the global scale is difficult to assess but was estimated to average around €153 billion in 2005 for only those crops used for human consumption (Gallai *et al.* 2009). Bees represent the most important group of pollinators worldwide. The conservation of bee diversity in agricultural landscapes is a key to maintaining pollination services over the long term (Breeze *et al.* 2011, Bartomeus *et al.* 2013, Garibaldi *et al.* 2013) according to the biodiversity insurance hypothesis (Winfree 2013). However, like honey bees (vanEngelsdorp *et al.* 2009), wild bees have been dwindling due to a variety of different causes, (Potts *et al.* 2010). These declines have mostly been linked to agriculture intensification related to: (i) local management practices on the farm, (ii) the quality and structure of the surrounding landscape and (iii) the interaction between (i) and (ii) (Kennedy *et al.* 2013). At the landscape scale, the decrease in semi-natural habitats, which may provide the different resources bees need to complete their life cycle, has been linked to a decline in bee populations or pollination services (Le Féon *et al.* 2010, Garibaldi *et al.* 2011, Lentini *et al.* 2012). At the local scale, agrochemicals kill bees or reduce their fitness (Whitehorn *et al.* 2012, Henry *et al.* 2012), tillage intensity reduces nesting opportunities for ground nesting bees (Shuler *et al.* 2005), and the use of fertilizers and herbicides reduces floral resources in fields and along their margins (De Snoo et van der Poll 1998, Marshall and Moonen 2002). Studies to date generally considered the effect of one isolated practice on bee

populations. Few studies have compared the effect of farming systems in general, among which Holzschuh *et al.* (2007), Rundlöf *et al.* (2008) and Holzschuh *et al.* (2010) who compared bee assemblages in organic farms and conventional farms. We also compared two farming systems: the “oilseed rape (OSR) system” and the “apple orchard (AO) system”. The cultivation of these two entomophilous crops (Sabbahi *et al.* 2005, Tasei 1984) differ in three major ways: (i) mechanical tillage is carried out at least once a year in OSR contrary to AO; (ii) AO contains a perennial living ground cover contrary to OSR, and (iii) contrary to OSR, the AO present a vertical structure where both tree and herbaceous species exist. In the case of OSR, we hypothesized that bees would concentrate on the field edges since they cannot nest or find alternative floral resources inside the cultivated area while in the AO, bees would disperse more equally between edges and the crop center since they can find floral resources and nesting sites in both locations. We therefore hypothesized that contrasts between crop center and crop edges would be greater in OSR than AO because of crop management. We compared bee abundance, bee richness and bee assemblages between the crop center and different crop edges (forest edges, fallow edges and cereal crop edges) in both OSR and AO.

II. Materials and methods

1. Study sites

The field work was conducted in 2011 near Orleans, France (2°44'54.0"E, 47°50'33.7"N) and near Bourges, France (2°25'20.1"E, 47°13'58.7"N). These two study areas are 70km apart. We selected ten fields sown with *B. napus* (Oilseed rape, OSR) in the area near Orleans and eleven apple orchards (*Malus sp*) in the area near Bourges. The 21 fields were selected with at least one of their sides directly adjacent to a forest with indigenous deciduous tree species (mainly *Quercus*, *Carpinus* and *Populus* spp.) and another side with directly adjacent fields, either fallow or planted with a cereal crop. The study sites included a total of 21 forest edges, 12 fallow edges and 12 cereal crop edges.

2. Bee sampling

We used pan traps to sample bees while the OSR fields and the AO were in bloom (Westphal *et al.* 2008). This is a common passive sampling method for bees (Roulston *et al.* 2007, Krewenka *et al.* 2011, Le Féon *et al.* 2011). We set up yellow, white and blue pan traps to account for the different colour preferences of bee species. Since pan traps have a higher efficiency when they are UV-bright (Droege, 2006) we sprayed an UV-reflecting paint (S.P.R.L, Spray-color, Brussels, Belgium) on the inside of the pan. The pan traps were painted grey on the outside to avoid any long-distance attraction effect and only capture the bees in the vicinity of the traps. The traps were plastic bowls of approximately 30cm in diameter and 23cm in height. They were mounted on wooden poles (Westphal *et al.* 2008) and filled with approximately 2.4L of water, 0.6L of monopropylene glycol for conservation and a few drops of liquid soap to lower surface tension, then were exposed for 15 days during the blooming period. Three pan traps of each colour were placed on each type of edge (forest edge, fallow edge and cereal crop edge) and in the centre of the OSR and AO fields (figure 79). Collected specimens were stored in a freezer, then dried, mounted and identified to the species level when possible. Some specimens could only be determined to the genus (*Nomada*, *Sphecodes*) or sub-genus (*Micrandrena*) level. The specimens were also separated into males and females.

3. Flora sampling

In order to evaluate the forage resource availability in the different crops, we recorded the flowering dicotyledon component of the vegetation (except the *Brassica napus* and *Malus sp*) on five circular plots of 2.5 m in diameter, within the crop at least 30 m from any edge. For all recorded species, a ground cover index was assigned as follows: 1: <4% cover with few individuals, 2: <4% with several individuals, 3: <4% with many individuals, 4: 4-10%, 5: 11-25%, 6: 26-33%, 7: 34-50%, 8: 51-75%, 9: 76-90%, 10: 91-100%.

4. Data analysis

To investigate our first hypothesis that the contrast between the edges and the center of the crop would be greater in OSR, we first calculated the differences in bee total abundance, bee richness, ground-nesting bee abundance and woody cavity-nesting bee abundance between each edge and the center of each associated field identity (ID) using the following formula:

$$\frac{\text{Edge}_i - \text{Crop center}_i}{\text{Crop center}_i}$$

where i is the field identity.

The ground nesting bee group included the *Andrena*, *Lasioglossum*, *Halictus* and *Nomada* genus and the woody cavity nesting bee group included the genus *Osmia* and *Xylocopa*. Secondly, we tested the effect of the crop type (OSR versus AO) on these values using a generalized least squares fitted linear model (glms) where we added the geographic coordinates of each sampling point as part of the model to describe the within-group correlation structure. We used the anova function to compare each model to the null model, i.e. a simple statistical model with no explanatory variables specified, then concluded which model was the better of the two.

We also tested the hypothesis that the composition of bee assemblages would differ more strongly between edges and the center of the crop in OSR by running PERMANOVA (Anderson and Willis, 2003) with the Jaccard similarity index to reduce the importance of abundant species in the analysis.

Finally we used a variance analysis with the aov function in R to compare the floral richness and cover recorded in AO and OSR in order to estimate which of the two crop systems is the most intensively managed.

III. Results

We recorded a total of 6248 individuals of 81 species or genera. The *Andrena* was the most abundant genus with 3086 specimens followed by *Lasioglossum* and *Halictus* with 1269 and 551 specimens respectively.

Crop type had no effect on all the contrasts we tested between edges and the crop center. The composition of bee assemblages differed similarly in both crop types. The bee assemblages at

the forest edge and the crop center were significantly different in both types of crops. The bee assemblages along fallow or cereal crop edges and the crop center were not significantly different in either type of crop. All these results are detailed in table 14. Finally, we found that the floral cover in AO is significantly higher than in OSR (p-value:0.02) but we did not find any difference in floral richness between AO and OSR (p-value:0.05) (figure 80).

IV. Discussion

Contrary to what we expected, we did not find a stronger contrast between edges and the crop center in OSR than in AO for any of the tested variables. Furthermore, bee composition varied similarly between locations in both crops. Even though mechanical tillage is practiced at least once a year in OSR, it did not seem to affect the presence of ground nesting bees within the crop; levels were comparable to AO. Actually, several studies have shown that tillage practices affect bees in different ways. Kim *et al.* (2006) found a greater density of ground nesting bees in field margins than in crop centers in sunflower fields in California. However, some species seemed to be able to nest either in field margins or crop centers. Julier and Roulston (2009) showed that nest densities of the main squash pollinator in Virginia, *Peponapis pruinosa*, were greater inside the crop than on the edges. However, according to Shuler *et al.* (2005), in Virginia and Maryland, the density of *Peponapis pruinosa* was actually three times higher in untilled farms than in tilled farms though Julier and Roulston (2009) found no effect of tillage practices on this species. Arthur *et al.* (2010) found no edge effect on solitary bees in their study sites and presumed this might indicate that some bees were nesting inside the crop fields (OSR), and that the minimum till practices often employed in their study landscape may allow numerous opportunities for ground nesting. These studies suggest that ground nesting might be possible inside OSR for some species; probably depending on the depth at which the bees dig their nests. However, there are very few studies on bee nesting behaviour and their needs in terms of nest construction materials (Michener 2007) while these ecological traits certainly play an important role in organising bee communities (Potts *et al.* 2005). We also presumed that the presence of perennial ground cover and possibly more weeds in AO would result in a significantly smaller contrast between edges and the crop center than in OSR. Indeed, following Carvalho *et al.* (2011) in their study on sunflower crops in South Africa, we assumed that the

presence of alternative flower resources inside the crop would make the AO center more attractive by forming islands of continuous floral resources and cause the establishment of more pollinators inside the AO. However, we found little difference in alternative floral resources for bees in AO and OSR since flora richness is not significantly different between these two types of crop. Actually, Saunders *et al.* (2013) found that bee abundance was positively correlated with the percent of ground cover in almond orchards in Australia but that the positive relation was even stronger between bee abundance and the richness of ground cover plants. For cavity nesting bees, we found no stronger contrast in AO than in OSR, although there are no trees in this type of crop. Actually, in conventionally managed AO, the trees are regularly pruned and treated which did not allow the presence of natural cavities. Moreover, cavity-nesting bees were probably under-estimated in our study because of the sampling method we used (Sobek *et al.* 2009; Westphal *et al.* 2008).

Finally, the OSR and AO systems in our study sites seem to be quite similar in terms of bee populations and assemblages; indeed contrasts between crop center and edges were the same in both systems. This was confirmed by the fact that bee community is significantly different between forest edges and crop center in both systems while this is not the case for the contrast between crop center and the other types of edges. However, we carried out our sampling only during OSR and AO blossoming, that is, during the period when the crops themselves are the most attractive. This could have hidden the sites' real potential to provide nesting opportunities or alternative floral resources since the bees may have been solely attracted to the crop flowers, whatever other qualities the sites may have had (Holzschuh *et al.* 2011). We recommend that future studies evaluate the potential of different crops to offer alternative floral resources and nesting sites at different moments throughout the bees' season activity.

Acknowledgements

We greatly thank Eric Dufrêne, David Genoud, Sébastien Patiny, Alain Pauly, Pierre Rasmont, Michaël Terzö and Erwin Scheuchl for bee identification, Julien Fleury, Nicolas Lagarde and Carl Moliard who took part in data collection and in specimen preparation before identification. We also thank Philip Roche, Michaël Terzö, Mickaël Henry, Serge Gadoum, Eric Dufrêne and Emilie Andrieu for discussions on the project. We are also grateful to the landowners who granted us access to their land and Vicki Moore for checking the English language. This research was

funded by the French Ministry in Charge of the Ecology through the BGF program (convention Bilisse 10-MBGD-BGF-4-CVS-084, n°CHORUS 2100215042). Part of this work was also funded by two grants from Irstea and the “Conseil Regional du Centre”.

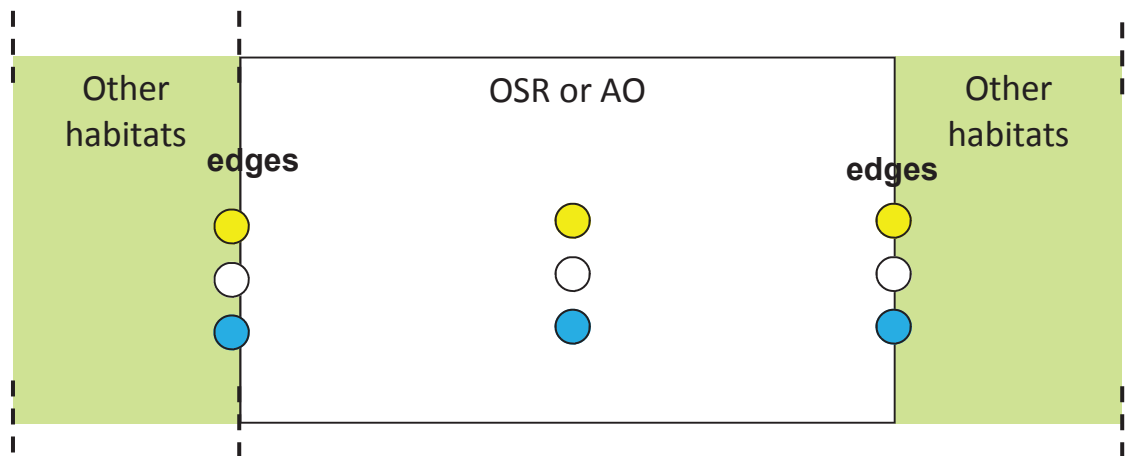


Figure 79: Design used to survey bees in OSR and AO. Circles represent the 3 pan-traps.

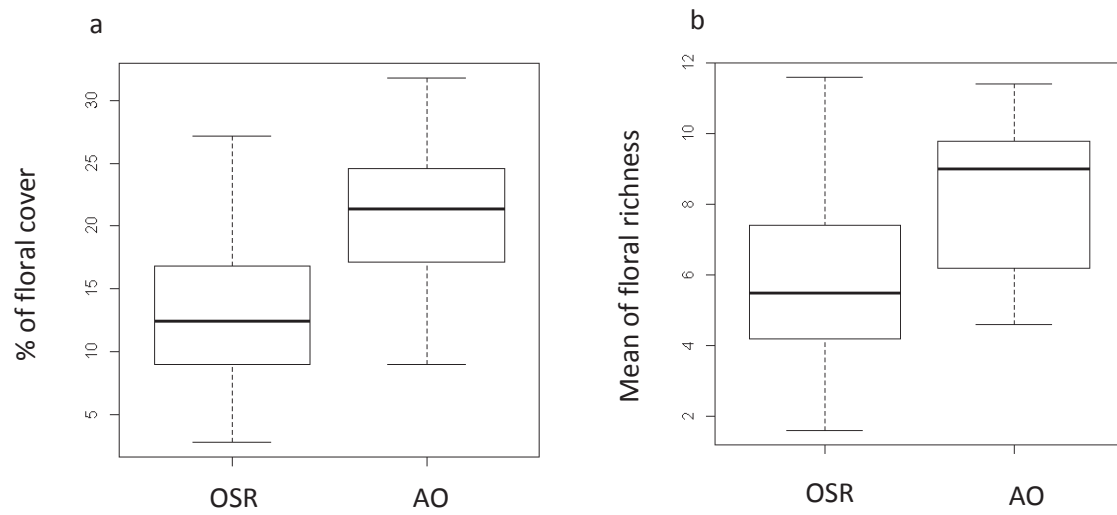


Figure 80: % of floral cover in OSR and AO (a). Mean of floral richness in OSR and AO (b).

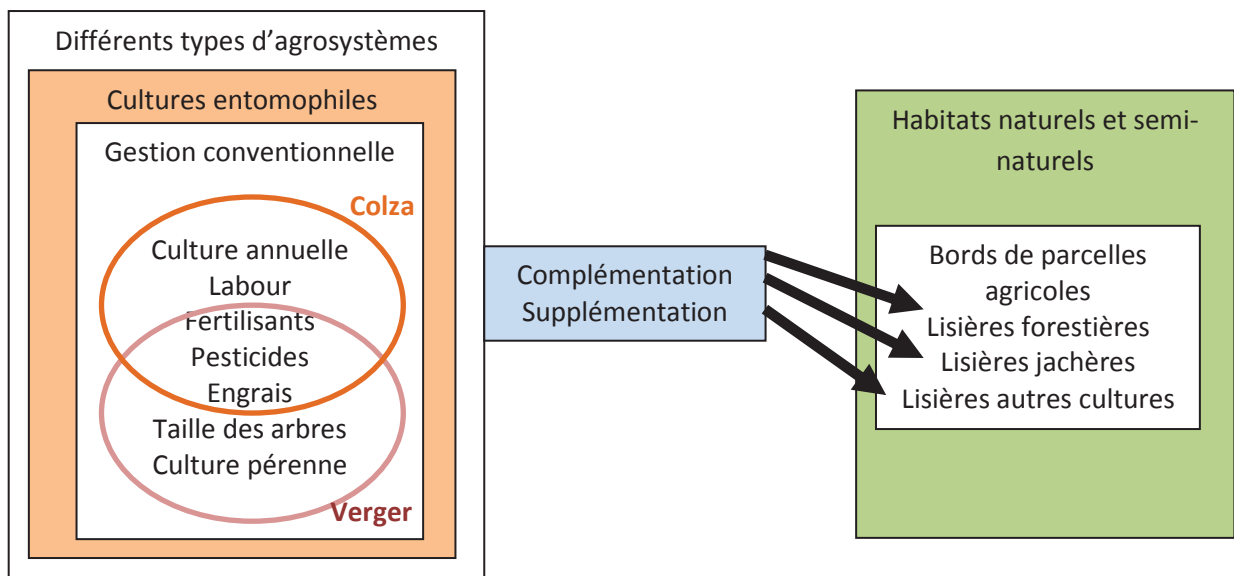
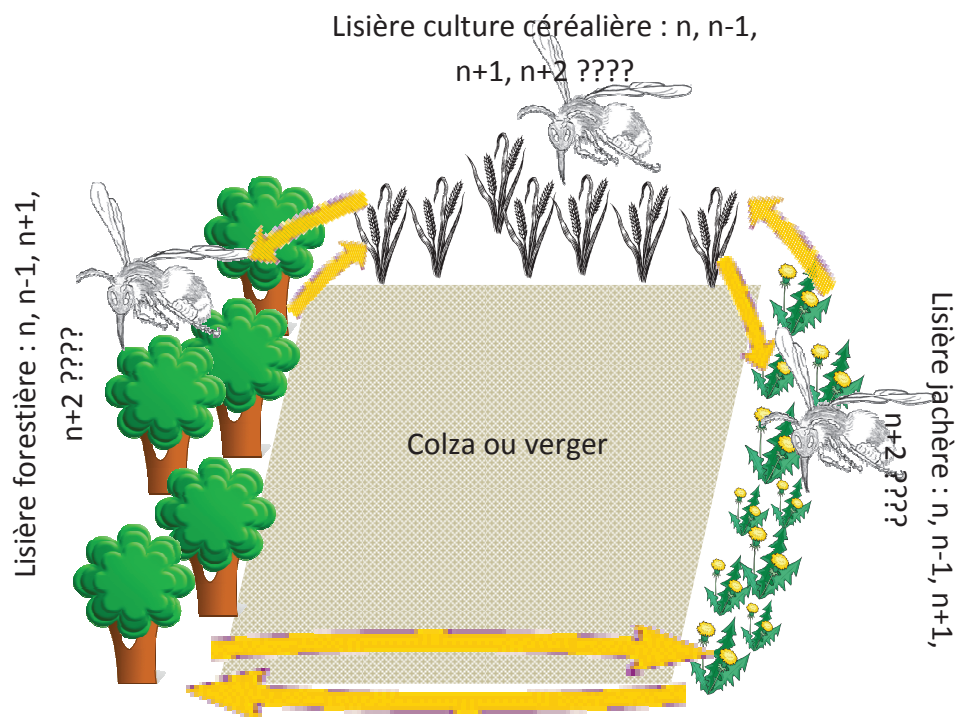
Table 14: Results from Anosim and Gls analyses

contrast	analyses	OSR	Apple orchard
Forest edge / Crop center	Anosim	R=0.3837 p-value=0.001	R=0.2701 p-value=0.001
	Gls Bee abundance contrast p-value = 0.35	Estimates = 293.12, Standard Error = 106.12	E=116.38, SE=153.79
	Gls Bee richness contrast p-value = 0.42	E=101.72, SE=37.20	E=51.63, SE=51.48
	Gls Ground-nesting bee abundance contrast p-value = 0.10	E=510.07, SE=186.08	E=104.23, SE=178.31
	Gls Woody cavity nesting bee contrast p-value = 0.81	E=66.33, SE=42.35	E=53.03, SE=40.38
Fallow edge / Crop center	Anosim	R=0.01204 p-value=0.408	R=0.1009 p-value=0.182
	Gls Bee abundance contrast p-value=0.38	E=84.23, SE=73.10	E=171.18, SE=73.10
	Gls Bee richness contrast p-value=0.50	E=37.68, SE=17.41	E=53.07, SE=17.42
	Gls Ground-nesting bee abundance contrast p-value=0.78	E=129.78, SE=79.82	E=158.87, SE=79.82
	Gls Woody cavity nesting bee contrast p-value=0.37	E=144.97, SE=105.94	E=269.45, SE=105.94
Cereal crop edge / Crop center	Anosim	R=0.03889 p-value=0.323	R=0.1611 p-value=0.079
	Gls Bee abundance contrast p-value=0.69	E=206.34, SE=126.52	E=139.95, SE=126.52
	Gls Bee richness contrast p-value=0.53	E=66.95, SE=35.79	E=28.62, SE=54.39
	Gls Ground-nesting bee abundance contrast p-value=0.32	E=446.78, SE=232.98	E=143.77, SE=232.98
	Gls Woody cavity nesting bee contrast p-value=0.23	E=35.60, SE=68.33	E=175.10, SE=68.33

XIV. Chapitre 5 : Y'a-t-il complémentarité spatio-temporelle des lisières entre champ et trois types de milieux adjacents (forêt, jachère, grande culture) dans leur utilisation par les abeilles ?

(article en préparation)

Habitat spatio-temporal complementation: how do wild bees use three different crop edges? An approach at plot scale.



Résumé

Comme les ressources florales ou les sites de nidification ont des disponibilités temporelles différentes dans les habitats naturels ou semi-naturels, nous faisons l'hypothèse que les communautés d'abeilles peuvent persister dans le paysage agricole en se déplaçant entre différents habitats pour accéder à ces ressources nécessaires à leur cycle. Nous avons étudié l'importance relative des trois différentes bordures de cultures (les lisières de forêts, les bordures de cultures de céréales et les lisières de jachère) dans leur contribution à l'occurrence des abeilles de Mars à Juillet.

Nous avons sélectionné dix champs de *Brassica napus* (colza, OSR) près d'Orléans et 11 vergers de pommiers (*Malus* sp) près de Bourges. Au total, nous avons échantillonné 21 lisières de forêts, 12 bordures des jachères et 12 bordures des cultures céréalières. Nous avons utilisé des pièges colorés pour échantillonner les abeilles, pendant 4 périodes de 15 jours de mars à juillet. Nos résultats suggèrent que les trois types de bordures offrent des ressources florales et de nidification complémentaires pour différents groupes d'espèces à différents moments dans la saison, mais aussi une dynamique saisonnière unique de leurs conditions abiotiques. Nous avons constaté que les variations des communautés d'abeilles sur les différentes bordures étaient expliquées par les variations d'assemblage floristique. La lisière de la forêt est particulièrement importante au début du printemps pour les *Andrènes* pour la nidification et l'accouplement. Les femelles d'*Andrena* peuvent ensuite disperser sur les différentes bordures afin de trouver les ressources florales dont elles ont besoin pour nourrir les larves. Le microclimat de la lisière forestière pourrait ne pas être approprié pour les abeilles qui apparaissent plus tard dans la saison et qui préfèrent des endroits bien exposés pour nidifier et s'alimenter. Les bordures de forêt pourraient être plus frais que les autres bordures plus tard dans la saison.

Nos données suggèrent que l'utilisation d'habitats complémentaires par les différents groupes fonctionnels et par la communauté d'abeilles dans son ensemble peut être un mécanisme qui permet aux abeilles de persister dans le paysage agricole très dynamique.

I. Introduction

Bees are the most important pollinators for both wild plants and crops (Klein *et al.* 2007, Ollerton *et al.* 2011). Their decline and its consequences on pollination services and the economy have been largely documented worldwide (Biesmeijer *et al.* 2006, Gallai *et al.* 2009, Potts *et al.* 2010). Agricultural intensification is considered to be a major cause of this decline (Tscharntke *et al.* 2005a). Indeed, agricultural intensification has led to the widespread use of pesticides and synthetic fertilizers which (i) kill bees or reduce their fitness (Whitehorn *et al.* 2012, Henry *et al.* 2012), (ii) shorten the crop rotation cycle with the disappearance of "fallow periods" and intermediate crops such as leguminous which were an important floral resource (Rasmont *et al.* 2005, Goulson *et al.* 2005), and (iii) homogenize and reduce floral resources in fields and their adjacent areas (such as field margins or roadsides) (De Snoo *et al.* 1998, Marshall and Moonen 2002, Rasmont 2006, Carvell *et al.* 2006). Agricultural intensification has also been accompanied by mechanization which has led to increased field size and farm specialization, deep tillage practices and in general to a simplification of agricultural landscapes (Tscharntke *et al.* 2005a), which reduce both floral resources and potential nesting sites. Therefore, in agricultural landscapes in particular, patches of natural or semi-natural habitat are considered key to maintaining bee populations and pollination services close to crops (Blanche *et al.* 2006, Le Féon *et al.* 2010, Carvalheiro *et al.* 2010, Arthur *et al.* 2010; Watson *et al.* 2011, Bailey *et al.* 2014). However, in intensive agricultural landscapes, natural or semi-natural habitats are rare and field edges may be the only habitats available to shelter bees (Stanley and Stout 2013). These habitats are too small to offer all the resources bees need to complete their life cycle. Furthermore, edges differ in their temporal distribution of resources. For example, the different phenologies of floral species imply a significant shift in the amount and diversity of foraging resources in these habitats (Tscharntke *et al.* 2005). As a result of spatial and temporal variation in resources, mobile organisms like bees have to move among habitats to find complementary resources. This leads to the concepts of habitat complementation and supplementation where a species has to move between habitat patches to get all the resources it needs to subsist (Dunning *et al.* 1992). These processes have been mostly studied for natural enemies and crop pests that move between the crop and the non-crop area depending on resource availability and needs (Bianchi *et al.* 2006, Chaplin-Kramer *et al.*

al. 2011). Only a few studies have examined bee movements between habitats over space and time or have tracked changing or complementary resources across the landscape during the entire bee activity season (Mandelik *et al.* 2012, Rollin *et al.* 2013). Bees are actually an interesting model for studying complementation and supplementation mechanisms because they are mobile organisms that use different partial habitats to get their resources (e.g. nesting habitats, mating habitats and foraging habitats) (Westrich 1996). In addition, males and females, but also cuckoo bees, present different needs since females are the only ones to take care of broods (Michener 2007). Bees are “central place foragers”, i.e species in which females consistently return to the same nest to supply larvae with floral resources (e.g Peterson and Roitberg 2006). That is why the maintenance of wild bee populations is highly dependent on the availability of floral resources (abundance, diversity, continuity) and nesting sites in the foraging range of the females (Zurbuchen *et al.* 2010). Female activity is focused essentially around forage sites where they search for enough floral resources to feed their broods, while males and inquilines mostly, although not exclusively, focus their activity around mating or nesting sites, to respectively, mate or lay eggs (Eickwort and Ginsberg 1980, Ayasse *et al.* 2001). As floral and nesting resources become available at different moments in natural or semi-natural habitats, we hypothesize that bee communities manage to persist in the agricultural landscape by moving among different habitats to access floral and nesting resources. We explored seasonal bee spatial patterns in three different crop edges and resource use by wild bee communities to test whether complementary habitat use occurs in agricultural landscapes during the bee activity period. We specifically we studied the relative importance of three different crop edges (forest edges, cereal crop edges and fallow edges) in their contribution to bee occurrence during four periods from March to July on 21 farms in France.

II. Materials and methods

1. Study sites

The field work was conducted in 2011 near Orleans, France (2°44'54.0"E, 47°50'33.7"N) and near Bourges, France (2°25'20.1"E, 47°13'58.7"N). These two study areas are 70km apart. We selected ten fields sown with *B. napus* (Oilseed rape, OSR) in the area near Orleans and eleven

apple orchards (*Malus* sp) in the area near Bourges. The 21 fields were selected with at least one of their sides directly adjacent to a forest with indigenous deciduous tree species (mainly *Quercus*, *Carpinus* and *Populus* spp.) and another side with directly adjacent fallows or cereal crops. Finally we studied a total of 21 forest edges, 12 fallow edges and 12 cereal crop edges.

2. Bee sampling

We used pan traps to sample bees along the three different edges (Westphal *et al.* 2008). This is a common passive sampling method for bees (Roulston *et al.* 2007, Krewenka *et al.* 2011, Le Féon *et al.* 2011). We set up yellow, white and blue pan traps to account for different colour preferences among bee species. Since pan traps have a higher efficiency when they are UV-bright (Droege, 2006), we sprayed an UV-reflecting paint (S.P.R.L, Spray-color, Brussels, Belgium) on the inside. On the outside, the pan traps were painted in grey to avoid a long-distance attraction effect and to capture only bees close to the pan traps. The traps were plastic bowls of approximately 30cm in diameter and 23cm in height. They were mounted on wooden poles (Westphal *et al.* 2008) and filled with approximately 2.4L of water, 0.6L of monopropylene glycol for conservation and a few drops of liquid soap to lower surface tension, then were exposed for 15 days during four periods between March and July 2014. Three pan traps of each colour were placed on each edge (forest edge, fallow edge and cereal crop edge) (figure 81). Collected specimens were stored in a freezer, then dried, mounted and identified to the species level when possible. Some specimens could only be determined to the genus (*Nomada*, *Sphecodes*, *Chelostoma*, *Heriades*, *Hylaeus*, *Stelis*, *Panurgus*, *Megachile*, *Melitta*, *Eucera*, *Dasypoda*) or sub-genus (*Micrandrena*) level. However, we were able to identify more than 90% of the collected specimens to the species level. The specimens were also separated into males and females.

3. Flora sampling

In order to estimate the forage resource availability in the different crop edges and the successional change in flowering, the number of flowers/inflorescences on each plant species was recorded in the immediate vicinity of the traps on all edges within a strip of 72 m² (L=24m,

l=3m), centered on the traps. All species in bloom at the time of the sampling were identified and an abundance index was calculated for each species as follows: 1 = 1-30 flowers, 2 = 31-100, 3 = 101 - 500, 4 = 501-1000, 5 = 1000 + (Carvell *et al.* 2004). One floral unit was counted for umbels (exe. *Tripleurospermum inodorum*), heads (exe. *Trifolium repens*), spikes (*Lamium purpureum* exe.) or capitula (*Matricaria* exe. *discoidea*). Flower abundance scores were measured at every sampling period while the traps were active (after a week).

4. Data analysis

All analyses were carried out in 'R' ver. 2.13.0. We analyzed the effects of edge types and flora resources using generalized linear mixed models (GLMMS) with Normal (for the richness variable) or Poisson (for the abundance variables) error and field ID as random factors. We considered the following response variables: bee abundance (total number of individuals in each trap), richness (total number of species in each trap) and the abundance of the genera *Andrena*, *Nomada*, *Lasioglossum*, *Halictus* and *Bombus* which represented more than 90% of the dataset. The responses for each genus were separately investigated for males and females except for *Bombus* where the response was separately investigated for the three castes (Queen, worker and male). We compared all the following models on the basis of their Akaike Information Criterion (AIC) : the null model, one factor models (edge type, floral abundance, floral richness) and two factors model (edge type + floral abundance, edge type + floral richness). The model with the lowest AIC was selected unless a simpler nested model was less than two points higher in AIC. To test for the effects of each explanatory variable on the response variable, we used a multiple-comparison test on the best model (R package: multcomp, function: glht). This test provided the effect of each variable and the significance of the different levels for each variable. The analyses were performed only if at least 30 individuals occurred; as a results we could not perform the analyses on *Nomada* females for the 4th periods, on *Nomada* males for the 3rd and the 4th periods, on *Lasioglossum* and *Halictus* males for the 1st, 2nd and the 3rd periods, on *Bombus* queens for the 4th period, on *Bombus* workers for the 1st period and on *Bombus* males for the 1st and 2nd periods. This is in accordance with the phenology of these genera.

We used a constrained ordination technique, i.e. Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP), to measure and test the individual contribution of qualitative (field ID, periods, edge types) and quantitative variables (floral abundance and floral richness) describing the edges, on variations in total assemblage composition, with the Jaccard similarity index. We carried out an inertia partitioning with the “capscale” function from the vegan R-library, which gives the total inertia (i.e. the total variance in assemblage composition), the total constrained inertia (i.e. explained by all the variables included in the model) and the relative individual contribution of each variable to this constrained inertia (Anderson and Willis, 2003).

Regarding the three categorical variables describing the edges (forest edges versus cereal crop edges and forest edges versus fallow edges), constrained Anosim was used to test the differences in assemblage composition between classes (Anderson, 2003) along with the Jaccard similarity index to reduce the importance of extremely abundant species in the analysis. The test compares between and within-group distances.

The IndVal method (Dufrêne and Legendre, 1997) was applied to identify characteristic species for the three crop edges during the four periods. Relative abundance was compared to frequency in order to find a percentile that gave the best indicator species for each factor. We selected only species present in more than 10% of the locations and with more than 30 individuals, an indicator value greater than 25%, and significant results in the permutation test (999 randomizations, $p < 0.05$).

Finally we used a constrained Mantel test with the Jaccard similarity index to see if the floral assemblages on the different edges influenced the bee assemblages.

III. Results

A total of 28404 individuals belonging to 141 taxa were caught. The most abundant genus was *Andrena* with 10451 individuals followed by *Lasioglossum* with 10007 individuals, *Bombus* with 2410 individuals, *Halictus* with 2154 individuals, *Apis mellifera* with 976 individuals and *Nomada* with 915 individuals; the rest belonged to a variety of other taxa (Megachile, Mellita, *Osmia*, Dasypoda, *Sphecodes*, Hylaeus, Colletes, Xylocopa...).

Edge type always had an effect on all the variables tested except for bee richness in periods 1 and 2, *Andrena* males in period 4 and *Bombus* workers in period 2 where the NULL model was

the best (Table 15). Bee abundance was equally affected by the 3 types of edges in periods 1 and 2, but in periods 3 and 4 bee abundance was lower on forest edges than on the other two types. Bee richness was also lower on forest edges than on the other two types in periods 3 and 4. *Andrena* female abundance was equally affected by the 3 types of edges in all the periods contrary to the males whose abundance was highest on forest edges in periods 1 and 2. Like *Andrena* male abundance, the *Nomada* female and male abundances were the highest on forest edges in all the periods tested. *Lasioglossum* female abundance was equally affected by the type of edges in period 1 but in all other periods, their abundance was lower on forest edges than on the other two edge types. *Lasioglossum* male abundance was also equally affected by edge type in period 1. *Halictus* female abundance was highest on fallow edges in the three first periods, then, in period 4, their abundance was clearly lower on forest edges than on the other two edge types. *Bombus* queen and male abundances were highest on fallow edges for all the periods tested. Finally, *Bombus* worker abundance was lowest on forest edges for periods 3 and 4.

Inertia partitioning by CAP (canonical analysis of principal coordinates) showed that period provided the largest contribution to the variance in bee assemblages (44.58%), followed by field identity (ID) (35.56%), edge type (12.4%) then floral abundance (3.2%). The first three variables have an own contribution of around 25%, floral abundance of has an own contribution of 11.37% only (Table 16).

Anosim tests showed a significant effect of edge types on species composition in all the periods (Table 17).

IndVal analyses showed that the genus *Nomada* was typical of the forest edge in periods 1 and 2 and the species *Bombus sylvestris* was also typical of the forest edge in period 1, whereas *Bombus lapidarius* was associated to both cereal crop edges and fallow edges in period 1 as was *Lasioglossum malachurum* in period 3. *Lasioglossum calceatum* was typical of fallow edges in period 2 while no species was found to be typical of the cereal crop edges only (Table 18).

Finally, the constrained Mantel tests were significant in periods 1, 2 and 3 so the variations in bee assemblages were explained by the variations of floral community during these periods (Table 19).

IV. Discussion

Our results suggest that the three edges exhibited complementary floral and nesting resources for different species groups at different times in the season; they also point to unique seasonal dynamics in abiotic conditions. Indeed, overall, we found that period and edge type were important explanatory factors for the variance in bee communities. First, our results showed that the amount, diversity or composition of floral resources is likely to be an important driver of the bee patterns observed (Potts *et al.* 2003, Roulston and Goodell 2011). We found that the variations in bee communities on the different types of edges were explained by variations in the floral community. Furthermore, floral richness or abundance was often associated to edge type in the models that best explained the bee abundances observed. Secondly, our results suggest that the presence of certain groups on different edges is explained by their nesting traits, which also play an important role in organizing bee communities (Potts *et al.* 2005). The distribution of the *Andrena* individuals seems to indicate that forest edges are used as nesting sites, or at least mating sites, for this group (Bailey *et al.* 2014). The distribution patterns of both *Andrena* males and their cleptoparasites, the *Nomada*, are good general indicators of the areas likely to be used by *Andrena* for nesting or mating. Indeed, these two groups are mostly, although not exclusively, active around nesting or mating sites, rather than foraging sites (Eickwort and Ginsberg 1980). *Andrena* males patrol the areas around female nesting sites or food plants, marking vegetation with mandibular gland secretions (Tengo 1979; Ayasse *et al.* 2001), or they actively search for receptive females at emergence sites (Butler 1965; Tengo 1979). The reproductive success of *Nomada* depends on the ability of their females to find host nests and gain entry into them (Tengo and Bergstrom 1977; Cane 1983). In our study, we found that *Andrena* males and *Nomada* were more numerous on forest edges. Furthermore, we found that the *Nomada* was typical of the forest edge in periods 1 and 2. The preferences shown by these two groups for this edge type indicate the presence of suitable mating sites, and possibly nesting sites, for certain abundant *Andrena* species and their parasites. This is consistent with Calabuig (2000) who found that the abundance of males and inquilines was significantly higher along forest edges than along several of the other linear habitats tested. Furthermore, at least during spring, the understory can be covered with flowering plants. More particularly, wild trees such as *Prunus* spp, *Castanea sativa* or *Salix* spp mostly bloom along

forest edges early in the season, thereby allowing bees to find early floral resources. We found no difference in the distribution of *Andrena* females according to edge type; this indicates that *Andrena* females disperse equally to different types of edges to find the floral resources they need to feed their broods. It seems that the forest edge is particularly important in early spring for the *Andrena* and their cleptoparasite, the *Nomada*. Indeed, when these two groups decreased later in the season - a natural decrease depending on phenological traits - we observed that bee abundance in general also decreased on the forest edge. The microclimatic conditions of the forest edge might not be suitable for bees that appear later in the season, as do *Lasioglossum* or *Halictus*, which were less abundant on this edge type. These two groups are known to prefer well exposed areas for nesting and foraging (Klein *et al.* 2003, Michener 2007). Indeed, we found that *Lasioglossum* malachurum and *Lasioglossum* calceatum were typical of fallow edges and/or cereal crop edges. Forest edges might be cooler than the other edges later in the season after leaves unfold. Later in the season, other edges may provide abundant and diversified floral resources particularly important for multivoltine species and species with long flight seasons.

We also considered the *Bombus* genus separately. The three castes seem to prefer open edges, particularly fallow edges. However, we found that *Bombus* sylvestris was typical of forest edges in period 1 when queens are searching for appropriate nesting sites. *Bombus* sylvestris is the cuckoo bumblebee of *Bombus* pratorum, which nests in various above ground cavities, like abandoned tit nests, which can be found on forest edges (Michener 2007). For the *Bombus* genus, it is particularly difficult to draw conclusions on the way they use different edges. Because of the diversity of nesting traits this group exhibits, we were unable to use indirect indicators, as we did for the *Andrena* genus, to situate nesting sites. Indeed, the *Bombus* genus includes species that nest both above and below ground, as do their cuckoo bees.

Finally, our data suggest that the complementary habitat use exhibited by the different functional groups and by the bee community as a whole may be a mechanism that allows bees to persist in a highly dynamic agro-ecosystem. Landscape heterogeneity is a key factor in conserving a diversified bee community (Kremen *et al.* 2007). Furthermore, several studies suggest that diversified and abundant assemblages of pollinators provide a more stable pollination service throughout the season and over the years thereby guaranteeing pollination success for a wide range of crops and varied wild floral communities (Klein *et al.* 2003, Fontaine

et al. 2006, Greenleaf and Kremen 2006b Hoehn *et al.* 2008, Winfree and Kremen 2009, Frund *et al.* 2013). In a context of global change, pollinator biodiversity conservation in general is even more essential to ensure the viability of pollination services in the future (Christmann and Aw-Hassan, 2012). Spatial planning and management of agricultural landscapes should promote a mosaic of natural and anthropogenic habitats in a way that maintains complementary floral and nesting resources throughout the active period for bees. Furthermore, in intensive agricultural landscapes, crop edges may provide the only habitats to shelter bees (Stanley and Stout 2013) and should therefore be managed extensively to maintain bee populations in these landscapes. Finally, to fully evaluate the role of different habitats and bee movements among them during the course of their seasonal activity we suggest that several sampling methods be put in place in order to monitor bee biodiversity.

Acknowledgements

We greatly thank Eric Dufrêne, David Genoud, Sébastien Patiny, Alain Pauly, Pierre Rasmont, Michaël Terzö and Erwin Scheuchl for bee identification, Julien Fleury, Nicolas Lagarde and Carl Moliard who took part in data collection and in specimen preparation before identification. We also thank Philip Roche, Michaël Terzö, Mickaël Henry, Serge Gadoum, Eric Dufrêne and Emilie Andrieu for discussions on the project. We are also grateful to the landowners who granted us access to their land and Vicki Moore for checking the English language. This research was funded by the French Ministry in Charge of the Ecology through the BGF program (convention Bilisse 10-MBGD-BGF-4-CVS-084, n°CHORUS 2100215042). Part of this work was also funded by two grants from Irstea and the “Conseil Régional du Centre”.

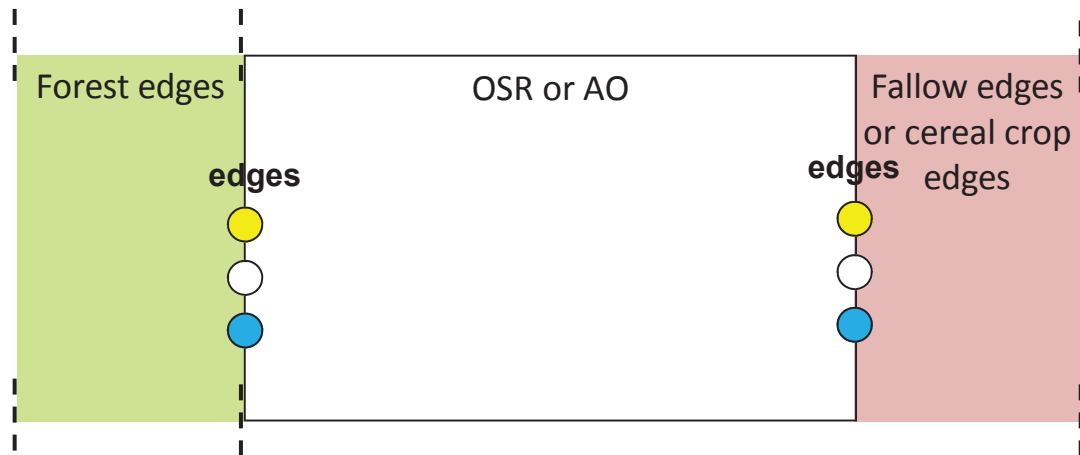
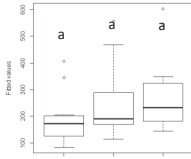
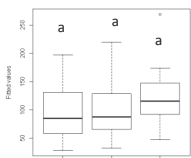
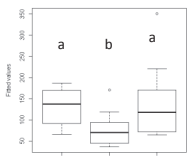
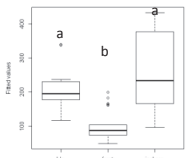
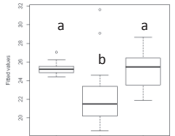
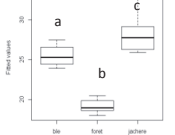
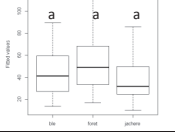
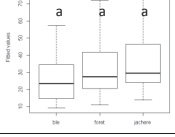
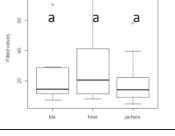
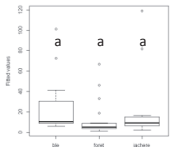
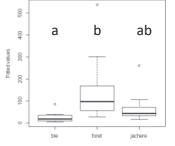
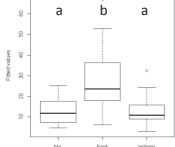
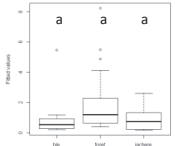


Figure 81: Design used to survey bees in OSR and AO during the four seasons. Circles represent the 3 pan-traps.

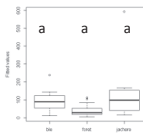
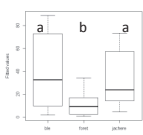
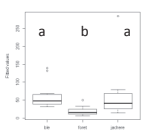
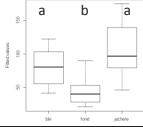
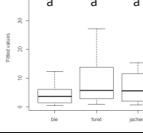
Table 15: Results from the Glmm on the different tested variables, NS = not significant *p < 0.05. **p < 0.01. ***p < 0.001.

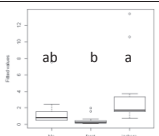
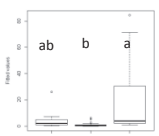
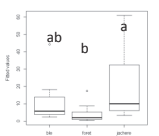
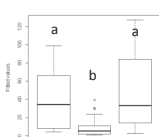
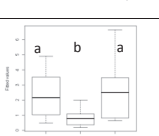
Tested variables	periode	AICc Null	AICc best model	Best Model	Explanatory variables	Estimates	S.E.	p value	(Crop/Forest/fallow) Different letters means significant difference between edges
Bee abundance	1	1912	1716	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	5.060 5.176 5.164 0.093	0.104 0.104 0.107 0.008	*** *** *** ***	
	2	632.1	553.1	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	4.342 4.446 4.730 0.020	0.120 0.120 0.127 0.013	*** *** *** ***	
	3	1110	727.6	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	4.809 4.310 4.897 -0.008	0.108 0.117 0.111 0.005	*** *** *** NS	
	4	1868	702.9	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	5.435 4.604 5.549 -0.029	0.101 0.098 0.104 0.007	*** *** *** ***	

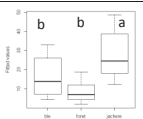
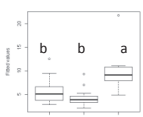
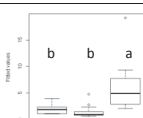
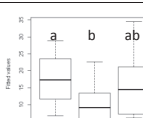
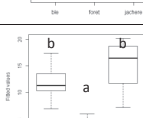
Bee richness	1	291.1	291.1	NULL					
	2	275.2	275.2	NULL					
	3	303.8	300.9	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	22.985 17.361 21.375 0.423	1.881 2.091 2.180 0.160	*** *** *** *	
	4	306.5	292.9	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	23.950 17.945 25.286 0.345	1.960 1.498 2.526 0.237	*** *** *** NS	
<i>Andrena</i> female abundance	1	331.4	287.7	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	3.733 4.013 3.662 -0.039	0.133 0.134 0.138 0.011	*** *** *** ***	
	2	291.7	277.8	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	3.265 3.496 3.751 -0.028	0.146 0.147 0.173 0.012	*** *** *** *	
	3	409.7	339.8	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	2.532 2.354 2.125 0.073	0.193 0.215 0.211 0.011	*** *** *** ***	

	4	324.3	238	Position	Cereal Forest Fallow	2.650 1.859 2.437	0.236 0.235 0.237	*** *** ***	
Andrena male abundance	1	1445	465.8	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	2.901 4.267 3.435 0.111	0.179 0.171 0.178 0.016	*** *** *** ***	
	2	360.1	251.6	Position	Cereal Forest Fallow	2.395 3.130 2.407	0.165 0.147 0.165	*** *** ***	
	3	89.45	79.9	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	-1.1132 -0.7036 -1.4932 0.1681	0.473 0.493 0.594 0.068	* NS * *	
	4	143.8	143.8	NULL					

<i>Nomada</i> female abundance	1	221.9	100.3	Position	Cereal Forest Fallow	-0.489 1.549 -1.044	0.373 0.203 0.455	NS *** *	
	2	362.9	151.6	Position	Cereal Forest Fallow	-1.043 1.868 -0.053	0.448 0.242 0.332	* *** NS	
	3	77.99	47.38	Position	Cereal Forest Fallow	-19.303 0.361 -1.416	4491.549 0.189 0.588	NS NS *	
<i>Nomada</i> male abundance	1	394	119.4	Position	Cereal Forest Fallow	-1.819 1.778 -1.239	0.640 0.276 0.448	** *** **	
	2	318.3	129.4	Position	Cereal Forest Fallow	-2.368 1.716 -0.025	0.746 0.233 0.345	** *** NS	

<i>Lasioglossum</i> female abundance	1	1786	784.5	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	3.906 2.784 3.952 0.189	0.195 0.200 0.200 0.016	*** *** *** ***	
	2	741.8	390	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	2.551 1.433 2.944 0.149	0.271 0.286 0.286 0.037	*** *** *** ***	
	3	1094	440.8	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	4.246 3.211 4.192 -0.047	0.165 0.185 0.170 0.008	*** *** *** ***	
	4	729	328.5	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	4.528 3.776 4.691 -0.040	0.112 0.107 0.119 0.010	*** *** *** ***	
<i>Lasioglossum</i> male abundance	4	223.2	195.5	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	1.431 2.001 2.153 -0.075	0.306 0.270 0.341 0.022	*** *** *** ***	

<i>Halictus</i> female abundance	1	114.7	82.75	Position	Cereal Forest Fallow	-0.034 -1.368 0.541	0.350 0.417 0.309	NS ** NS	
	2	387.6	123.6	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	-0.203 -1.430 0.873 0.106	0.426 0.453 0.471 0.036	NS ** NS **	
	3	383.6	204.8	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	1.678 0.207 1.918 0.091	0.258 0.318 0.287 0.032	*** NS *** **	
	4	760.7	267.7	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	3.392 1.891 3.880 -0.102	0.296 0.290 0.302 0.018	*** *** *** ***	
<i>Halictus</i> male abundance	4	113	98.44	Position	Cereal Forest Fallow	0.386 -0.514 0.689	0.305 0.320 0.297	NS NS *	

<i>Bombus</i> queen abundance	1	366.7	218.7	Pos+fleurab	Cereal Forest Fallow Flora abundance	2.474 1.711 2.864 0.057	0.173 0.192 0.186 0.021	*** *** *** **	
	2	156.3	127.1	Position	Cereal Forest Fallow	1.648 1.348 2.199	0.159 0.140 0.139	*** *** ***	
	3	135.9	94.89	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	0.289 -0.404 1.072 0.084	0.316 0.395 0.366 0.053	NS NS ** NS	
<i>Bombus</i> worker abundance	2	59.05	59.05	NULL					
	3	174.8	139.3	Pos+fleurrs	Cereal Forest Fallow Flora RS	2.437 1.760 2.252 0.073	0.158 0.201 0.210 0.026	*** *** *** **	
	4	208.3	101.4	Position	Cereal Forest Fallow	2.461 1.389 2.607	0.120 0.131 0.115	*** *** ***	

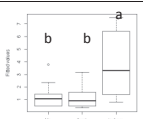
<i>Bombus</i> male abundance	4	102.3	93.95	Position	Cereal Forest Fallow	0.057 -0.116 0.739	0.340 0.288 0.277	NS NS **	
------------------------------	---	-------	-------	----------	----------------------------	--------------------------	-------------------------	----------------	---

Table 16 : Results of the canonical analysis of principal coordinates on the bee assemblage for the five factors.

	Total inertia	Pr (>F)	%constraint inertia	% own contribution	% joint contribution
Period	12.026	0.005	44.58	22.05	77.95
Edge type	3.344	0.005	12.40	23.35	76.65
Field ID	9.593	0.005	35.56	24.35	75.65
Floral abundance	0.863	0.03385	3.20	11.37	88.63
Floral richness	1.151	0.27000	4.27	7.06	92.94
	43.669				

Table 17: Results from the constrained Anosim on the bee assemblage on the edges.

Edge type	Period	p-value	R
Forest edges / cereal crop edges	1	<2.22.e-16	0.4314
	2	<2.22.e-16	0.3204
	3	0.0228	0.1237
	4	0.0082	0.1449
Forest edges /fallow edges	1	<2.22.e-16	0.4431
	2	0.0021	0.208
	3	2e-04	0.3162
	4	1e-04	0.2626

Table 18: Results from the IndVal analyses

Period	Forest edges	Fallow and cereal crop edges	Fallow edges	Cereal crop edges
1	<i>Nomada sp</i> <i>Bombus sylvestris</i>	<i>Bombus lapidarius</i>	x	x
2	<i>Nomada sp</i>	x	<i>Lasioglossum calceatum</i>	x
3	x	<i>Lasioglossum malachurum</i>	x	x
4	x		x	x

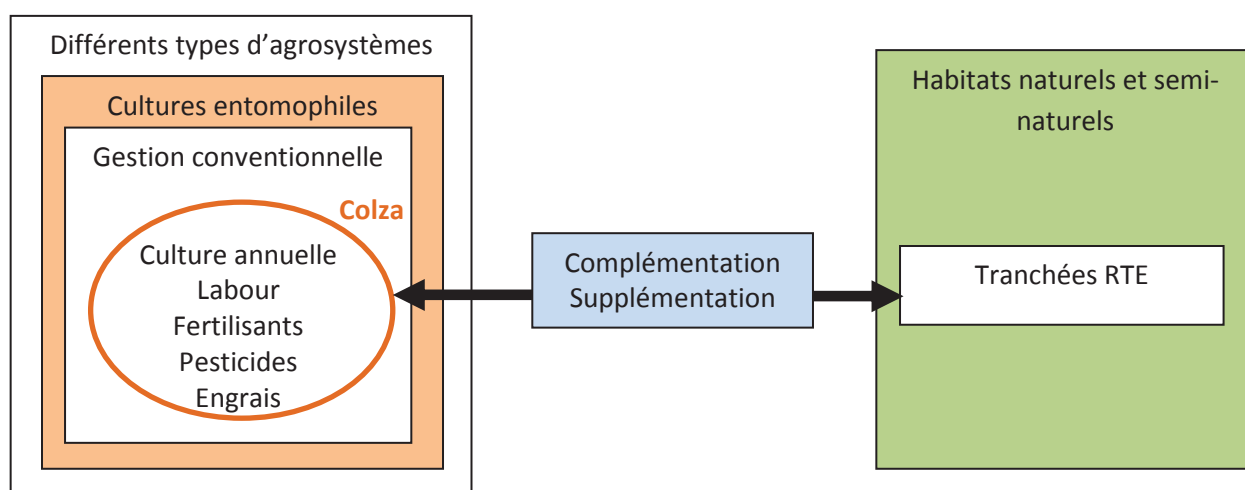
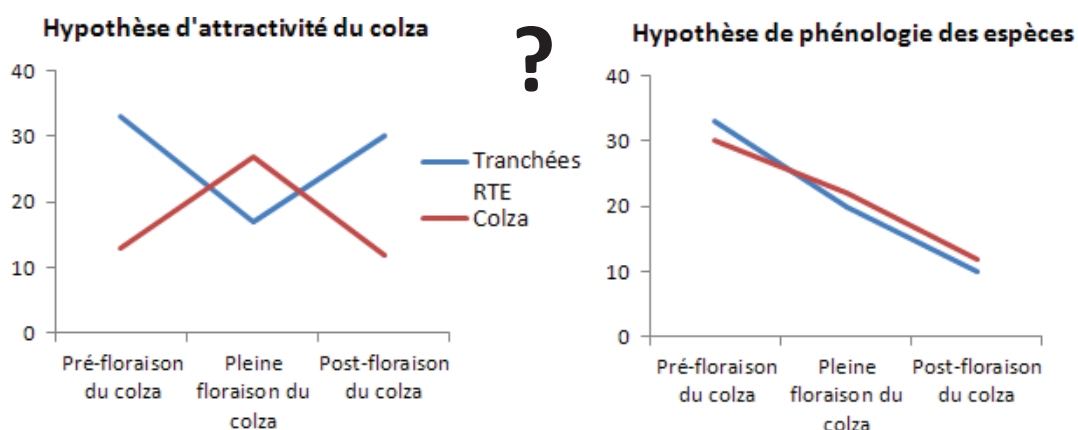
Table 19: Results from the Mantel constrained analyses using the Jaccard Index. A significant p-value means that flora assemblages and bee assemblages co-vary.

Index	Period	p-value	R
Jaccard	1	0.001	0.3235
	2	0.001	0.2125
	3	0.001	0.1751
	4	0.322	0.04365

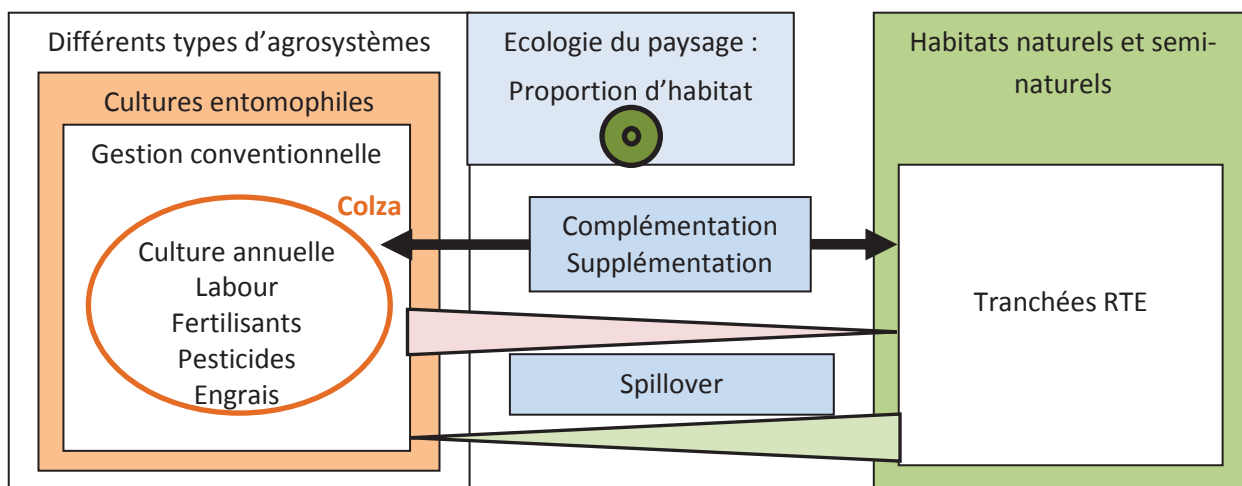
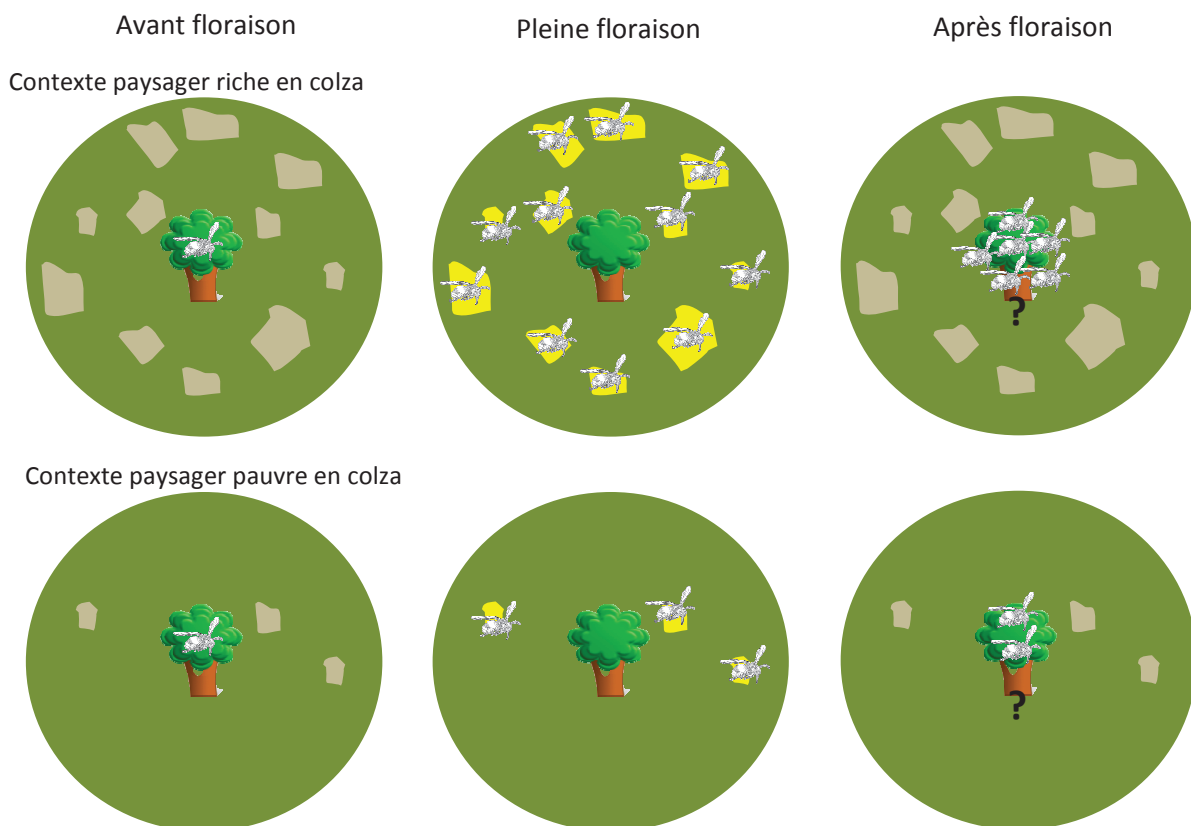
xv. Chapitre 6 : Les abondances d'abeilles observées dans les tranchées intra-forestières

varient-elles selon les saisons en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ? Ces tranchées abritent-elles plus d'abeilles après la floraison du colza lorsqu'elles sont dans un contexte paysager riche en colza comparées à des tranchées dans un contexte paysager pauvre en colza ? L'intérêt des abeilles pour ces tranchées varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ? Ces questions sont présentées sous forme d'un chapitre rédigé en français.

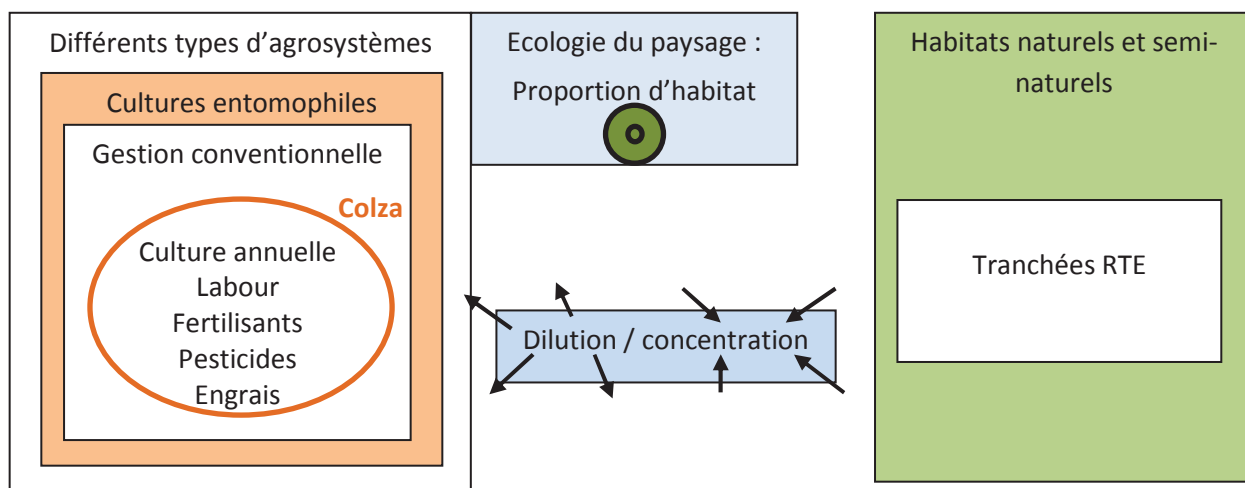
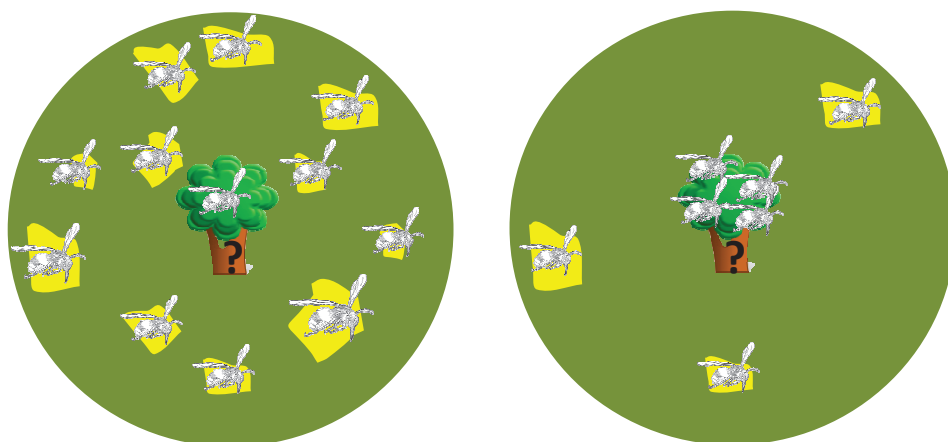
Question 1 : Les abondances d'abeilles observées dans les tranchées intra-forestières varient-elles selon les saisons en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ?



Question 2 : Ces tranchées abritent-elles plus d'abeilles après la floraison du colza lorsqu'elles sont dans un contexte paysager riche en colza comparées à des tranchées dans un contexte paysager pauvre en colza ?



Question 3 : L'intérêt des abeilles pour ces tranchées varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ?



I. Introduction

Il s'agit ici d'un travail exploratoire sur l'effet d'une culture entomophile, le colza, dans le paysage, sur les populations d'abeilles sauvages retrouvées dans des milieux ouverts induits par le passage des lignes électriques à très hautes tensions (tranchées RTE).

Nous avons vu que la floraison massive que fournissent les cultures entomophiles à un moment de l'année, a un impact fort sur la dynamique des populations qui se mesure parfois de manière différée dans le temps. Par exemple on peut rappeler les travaux de Westphal *et al.* (2003), en Allemagne, qui montraient que l'abondance des bourdons présents en juillet sur des carrés de phacélie était positivement associée à la proportion de cultures entomophiles (colza majoritairement) dans les paysages environnants. D'autre part nous avons vu qu'elles n'impactaient pas de la même manière différents groupes d'abeilles. Par exemple, une autre étude de Westphal *et al.* en 2009 montrait que la proportion de colza n'a pas d'effet sur les individus reproducteurs de bourdons (reines et mâles) qui émergent seulement après la floraison du colza, n'entraînant donc pas une augmentation potentielle du nombre de colonies l'année suivante. Le colza jouerait un rôle positif sur la croissance des colonies au tout début du printemps, au moment de leur implantation, expliquant que l'abondance des bourdons en juillet soit corrélée à la quantité de colza qui a fleuri 3 mois auparavant, mais qu'en revanche cette culture n'a pas d'impact sur les colonies l'année suivante.

Dans un paysage en mosaïque comme ceux dans lesquels nous avons travaillé, cultures entomophiles et milieux semi-naturels apportent différentes ressources aux abeilles de manière ponctuelle ou continue. Le maintien des populations repose donc sur plusieurs processus écologiques. D'abord, comme exposée dans le travail de bibliographie réalisé dans l'introduction de ce manuscrit, les processus de complémentation et supplémentation sont à l'œuvre, c'est-à-dire que les abeilles se déplacent entre ces différents habitats afin de trouver l'ensemble des ressources dont elles ont besoin pour compléter leur cycle de vie (Dunning *et al.* 1992). Ainsi lorsque le colza est en fleur on devrait pouvoir observer des déplacements importants des abeilles vers ces cultures depuis les habitats semi-naturels puis l'inverse lorsqu'elles fanent (processus de spillover). En effet, selon la théorie de l'approvisionnement optimal (Mac Arthur et Pianka, 1966), qui veut que les animaux exploitent leur environnement de façon à maximiser leur gain énergétique (rapport entre la quantité d'énergie tirée de la

consommation de la ressource et la quantité d'énergie dépensée pour acquérir cette ressource), il est logique que les abeilles exploitent la ressource florale là où elle est la plus abondante et la plus facile d'accès, c'est-à-dire dans la culture en fleur. D'autre part, en Europe, le colza fleurit au début du printemps alors que les fleurs sauvages sont encore peu abondantes. De telles surfaces peuvent donc devenir très attractives et entraîner une forte concentration des abeilles sur ces tâches fleuries au détriment des tâches d'habitats semi-naturels (Holzschuh *et al.* 2011).

Dans ce cadre nous avons posé les questions suivantes : (i) les abondances d'abeilles observées sur les espaces ouverts créés par le passage d'une ligne THT (tranchées RTE) varient-elles dans le temps en fonction de la floraison du colza ou sont-elles uniquement dépendantes de la phénologie des espèces ? (ii) Les tranchées Rte dans un contexte paysager riche en colza abritent-elles plus d'abeilles après la floraison de cette culture ? (iii) L'intérêt des abeilles pour ces espaces varie-t-il en fonction de la proportion de colza en fleur dans le paysage ?

II. Matériels et méthodes

II.1. Zone d'étude

Les tranchées RTE choisies se situent dans le département du Loiret à proximité des parcelles de colza étudiées dans les chapitres 3, 4 et 5 (figure 82). Toutes représentent des espaces ouverts intra forestiers, c'est-à-dire des espaces ouverts induit par le passage des lignes électriques dans des boisements. Après sélection, elles sont au nombre de 8. Notre plan d'échantillonnage « lisières tranchées RTE / lisières colza » est réparti en 2011 comme présenté dans le tableau 20 ci-dessous :

Tableau 20 : Design expérimental, plan d'échantillonnage des parcelles Colza/Rte

Type de lisière	Nombre de parcelles d'étude
Lisières intraforestières : tranchées RTE	8
Lisières extraforestière : colza	8

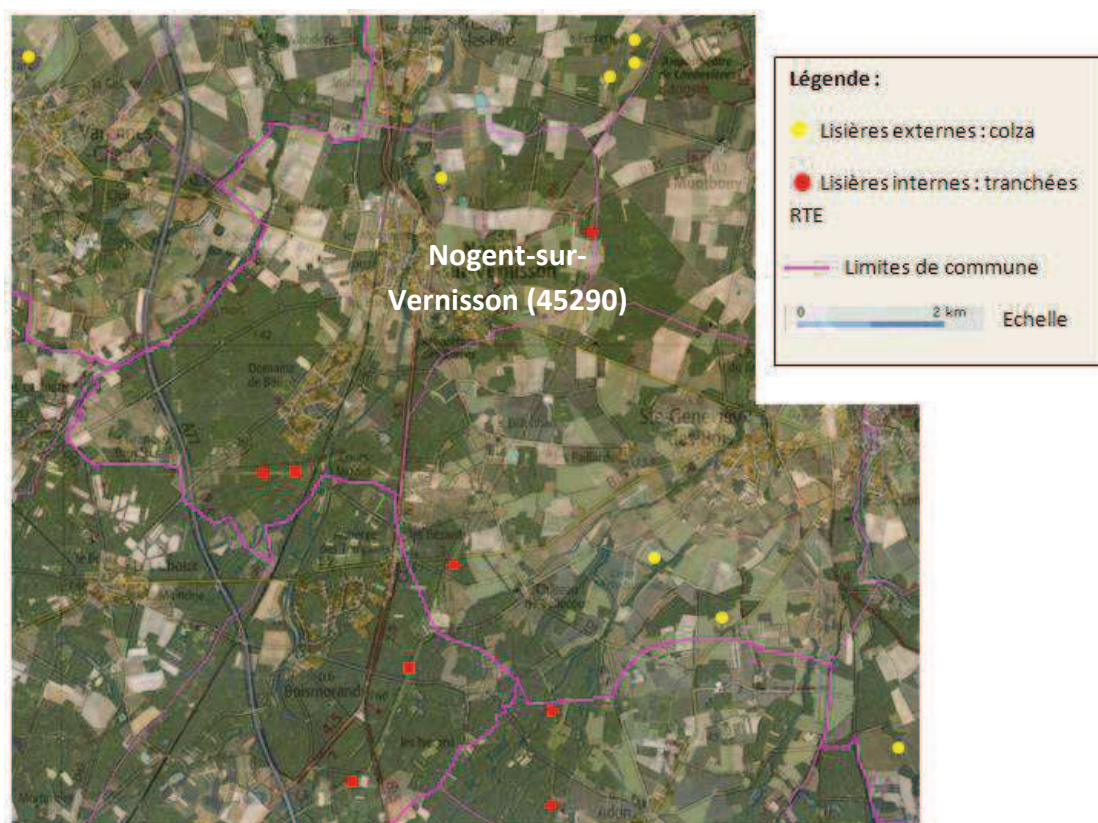


Figure 82 : Répartition des parcelles d'étude

II.2. Capture des abeilles

Les piégeages des abeilles ont été réalisés entre mars et mai 2011 (soit 3 passages) qui correspondent à différents stades de floraison du colza, principale culture entomophile en France et dans le paysage étudié (figure 83).



Figure 83 : Calendrier de piégeage

Les abeilles ont été récoltées grâce à la mise en place de seaux colorés (cf schéma ci-dessous) relevés après 15 jours d'activité. Cette méthode d'échantillonnage passive est très utilisée car elle permet de capturer les abeilles efficacement sans effet observateur (Westphal *et al.* 2008). Nous avons choisi 2 couleurs, jaune et blanc, permettant de collecter un spectre plus large d'abeilles circulantes. Comme l'efficacité de piégeage est améliorée avec des peintures UV, les peintures utilisées sont fluorescentes. Afin d'éviter un effet attractif à longue distance et ne capturer que les abeilles à proximité immédiate des seaux, les seaux ont été peints en gris à l'extérieur. Les seaux ont été remplis de 3 litres d'une solution contenant 77% d'eau, 20% de mono-propylène glycol pour la conservation et 3% de liquide de nettoyage afin de réduire la tension de surface et la flottabilité, ce qui améliore le piégeage en limitant la capacité d'échappement des insectes. Les seaux ont été disposés sur 2 positions de deux seaux, un jaune et un blanc. Chaque tranchée et chaque parcelle de colza comporte donc 2 positions (soit 4 seaux), une en lisière forestière et une à 10m dans l'espace ouvert (figure 84).

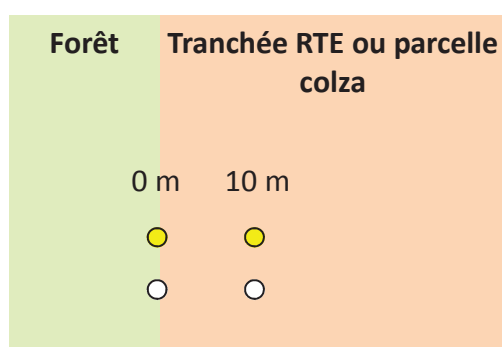


Figure 84: Protocole expérimental

II.3. Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été conduites sous R version 2.13.0. Pour répondre à la première question nous avons testé l'effet période à la fois sur l'abondance totale et sur plusieurs espèces séparées par le sexe, dont l'abondance (RTE et colza) était supérieure à 100 individus. Pour ce faire nous avons construit des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) (library lme4) pour les parcelles en colza puis pour les tranchées RTE. L'autocorrélation spatiale des réplicats est prise en compte par l'effet aléatoire « identité de la parcelle ». Enfin nous avons effectué un test de comparaison multiple des périodes (library multcomp) nous permettant de voir l'effet de chaque période et leur significativité sur chaque variable testée.

Pour répondre à la deuxième question nous avons également construit des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) où l'autocorrélation spatiale des réplicats est également prise en compte par l'effet aléatoire « identité de la parcelle ». Nous avons testé l'effet surface en colza autour des tranchées RTE sur un rayon de 1000m, pour chaque période, sur l'abondance de plusieurs genres d'abeilles séparés par le sexe dont l'abondance était au moins égale à 30 individus par période (femelles et mâles d'*Andrena*, reines et ouvrières de *Bombus*, femelles de *Lasioglossum*, femelles et mâles d'*Osmia*). Ici il était impossible de tester l'effet surface en colza sur différentes espèces car aucune ne présentait des abondances supérieures à 30 pendant les 3 périodes. Nous nous attendons à voir un effet positif des surfaces en colza sur les abeilles uniquement en période 3.

Enfin, pour répondre à la troisième hypothèse, nous avons construit les mêmes modèles que précédemment. Ces modèles ont été testés uniquement en période de pleine floraison du colza sur les mêmes genres que précédemment plus deux espèces (femelles et mâles d'*Andrena haemorrhoa* et femelles de *Lasioglossum pallens*) dont l'abondance était supérieure à 30 sur cette période.

III. Résultats

10474 individus appartenant à 17 genres et 151 taxa ont été inventoriés à la fois dans les parcelles en colza et dans les tranchées RTE. Le niveau « espèce » n'a pas pu être atteint pour 893 individus par manque de temps ou l'absence de clés de détermination et de spécialistes du groupe ou encore dû au mauvais état de certains individus. Les espèces des genres *Nomada*, *Sphecodes*, *Megachile*, *Hylaeus*, *Eucera*, *Ceratina* et *Chelostoma*, certaines *Colletes* et les *Andrena* du sous genre *Micrandrena* ou celles trop styloisées ont simplement été sexées. De plus les ouvrières des espèces *Bombus lucorum* et *Bombus terrestris* ont été regroupées sous le terme *Bombus terr/luc* car elles sont presque indissociables.

Les andrènes sont largement dominantes puisqu'elles représentent plus de la moitié du jeu de données (52,4%). Ensuite ce sont les *Lasioglossum* (26,4%) suivis des *Bombus* (7%) qui sont les plus abondants.

L'effet période sur l'abondance totale des abeilles et sur différentes espèces est résumé dans le tableau 21 ci-dessous. Il apparaît que les abondances dans les parcelles de colza et celles dans les tranchées RTE évoluent de la même manière sur les 3 périodes.

L'effet surface en colza n'est jamais significatif quelle que soit la période testée et donc jamais positif en période 3 sur l'abondance des différents groupes d'abeilles testés (femelles et mâles d'*Andrena*, reines et ouvrières de *Bombus*, femelles de *Lasioglossum*, femelles et mâles d'*Osmia* femelles).

Enfin en période de pleine floraison uniquement nous ne trouvons pas d'effet positif ou négatif de la surface en colza dans des buffers de 1000m de rayon autour des tranchées RTE sur l'abondance des différents groupes d'abeilles testés (femelles et mâles d'*Andrena*, reines et ouvrières de *Bombus*, femelles de *Lasioglossum*, femelles et mâles d'*Osmia*, femelles et mâles d'*Andrena haemorrhoa*, femelles de *Lasioglossum pallens*).

IV. Discussion

Nos résultats suggèrent que les populations d'abeilles évoluent de manière similaire dans les parcelles de colza et les tranchées RTE en fonction de la phénologie des espèces. Contrairement à ce que nous avons supposé, les abeilles ne semblent pas se déplacer massivement depuis les tranchées RTE, qui abritent des ressources stables tout au long de l'année, vers les parcelles en colza lorsque celles-ci fleurissent massivement. En effet, aucun profil d'abondance totale ou des différentes espèces ne montre un patron inversé sur les parcelles en colza et les tranchées RTE. Cependant il faut rappeler que le jeu de données utilisé ici n'a pas été conçu à la base pour questionner ces hypothèses. Les parcelles de colza et les tranchées Rte ne sont pas associées deux à deux, ce qui ne nous permet pas d'observer proprement des flux d'abeilles entre ces deux habitats. En effet, pour répondre à notre première hypothèse, il aurait fallu concevoir un plan d'échantillonnage où chaque parcelle de colza est associée à une tranchée RTE. De plus, chaque paire aurait dû être espacée par une même gamme de distance afin de s'assurer que les abeilles aient à parcourir la même distance entre les paires. Enfin, idéalement, chaque paire aurait également dû être entourée par un même contexte paysager. En effet, on imagine très bien que les flux observés entre tranchées Rte et parcelles en colza sont dépendantes du contexte paysager. Dans le cas où le contexte paysager est très riche en colza, les pollinisateurs

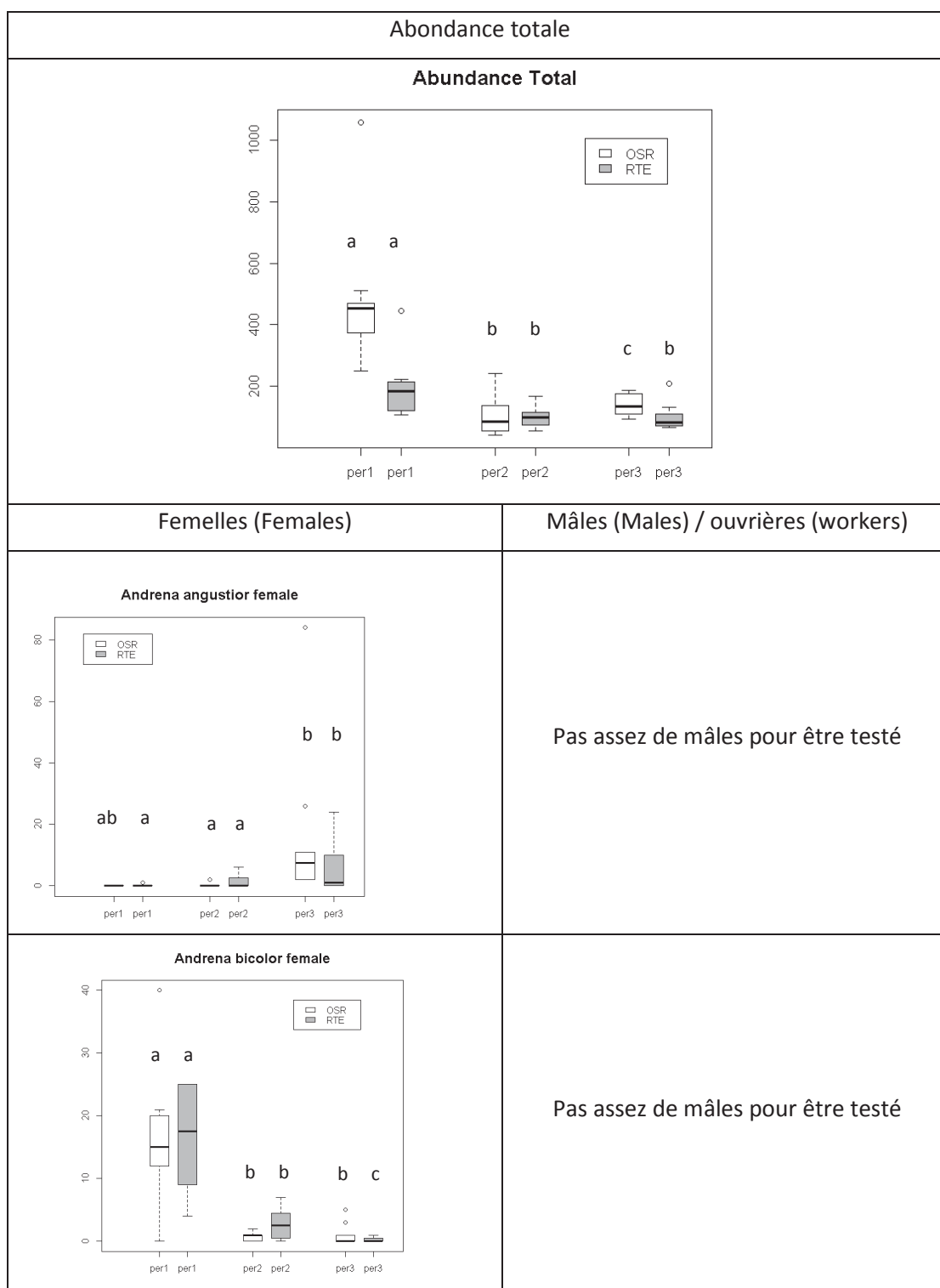
se répartissent à faible densité sur l'ensemble de l'espace disponible, rendant imperceptible les mouvements depuis la tranchée RTE vers la parcelle en colza (Holzschuh *et al.* 2010). Inversement, dans un contexte paysager pauvre en colza, les pollinisateurs se concentrent sur la ressource (Tscharntke *et al.* 2012) accentuant probablement les flux observés localement entre les deux habitats.

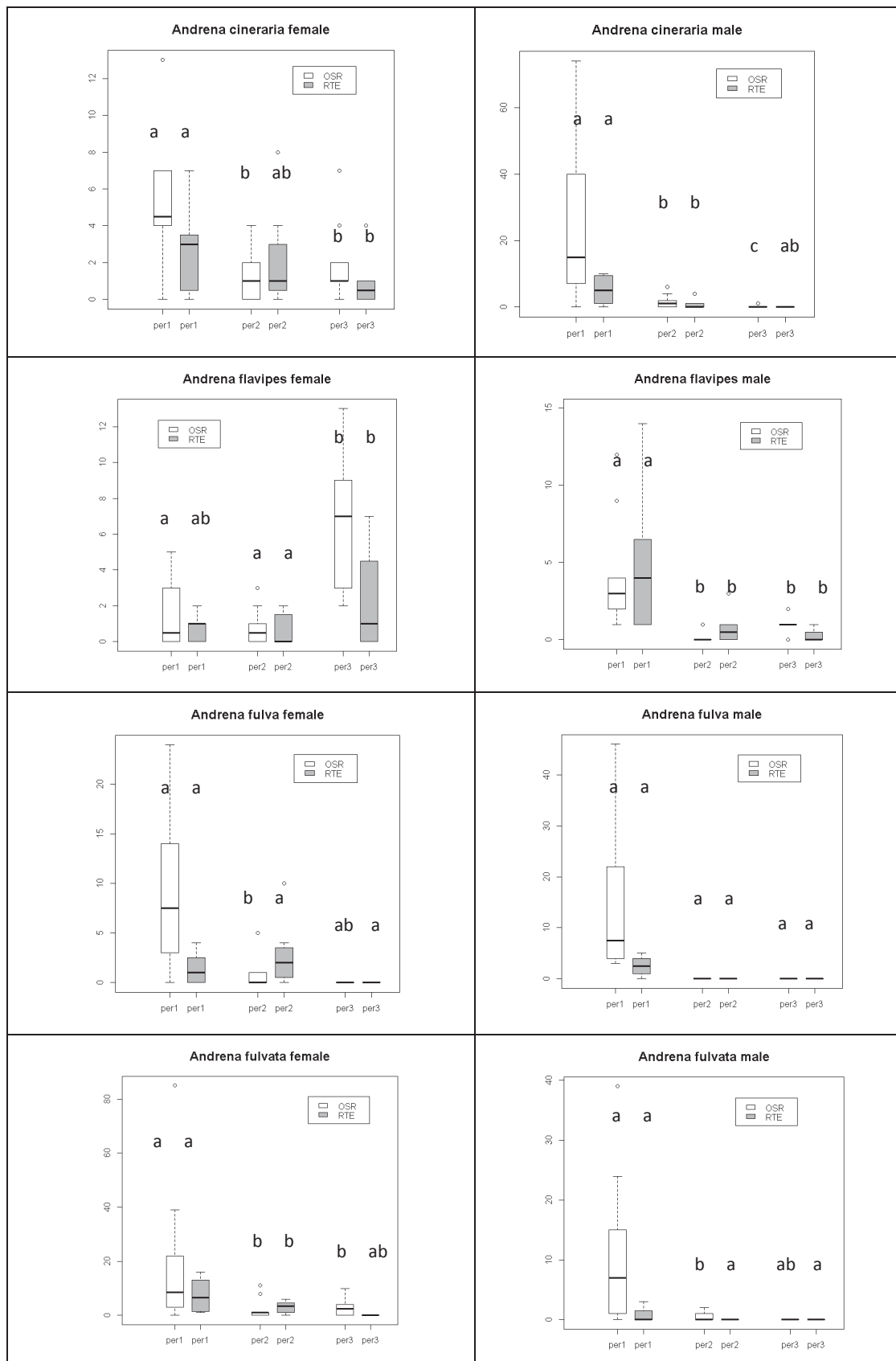
Nos résultats ne suggèrent pas d'effet bénéfique du colza sur les populations d'abeilles retrouvées sur les tranchées RTE après sa floraison. Ces résultats sont contraires aux travaux de Westphal *et al.* (2003, 2009), Herrmann *et al.* (2007) ou Riedinger *et al.* (2014) qui montraient un impact positif des surfaces en colza sur la taille des colonies de bourdons. Cependant il est possible que la période d'échantillonnage utilisée ici ne soit pas assez étendue pour détecter un effet positif des surfaces en colza sur les bourdons. Westphal *et al.* (2003) montrent par exemple un effet positif des surfaces en colza sur les colonies retrouvées en juillet. De plus pour des espèces solitaires et univoltines, comme c'est le cas de la majorité des espèces qui constituent notre jeu de données, l'impact des surfaces en colza sur leurs populations ne doit se mesurer que l'année suivante, à l'émergence de la nouvelle génération. Holzschuh *et al.* (2013) ont montré par exemple que le nombre de cellules de couvain d'*Osmia bicornis* retrouvées dans des nids artificiels était 55% plus élevé dans les prairies adjacentes au colza comparé à celles isolées. Jauker *et al.* (2012) ont observés que le nombre de jeunes d'*Osmia rufa* émergeant l'année suivante, qui ont été produits pendant la floraison du colza, est positivement corrélé avec la proportion de colza et la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. Ainsi il se pourrait que nous observions un effet positif des surfaces en colza de l'année précédent notre échantillonnage sur les populations d'abeilles solitaires et univoltines.

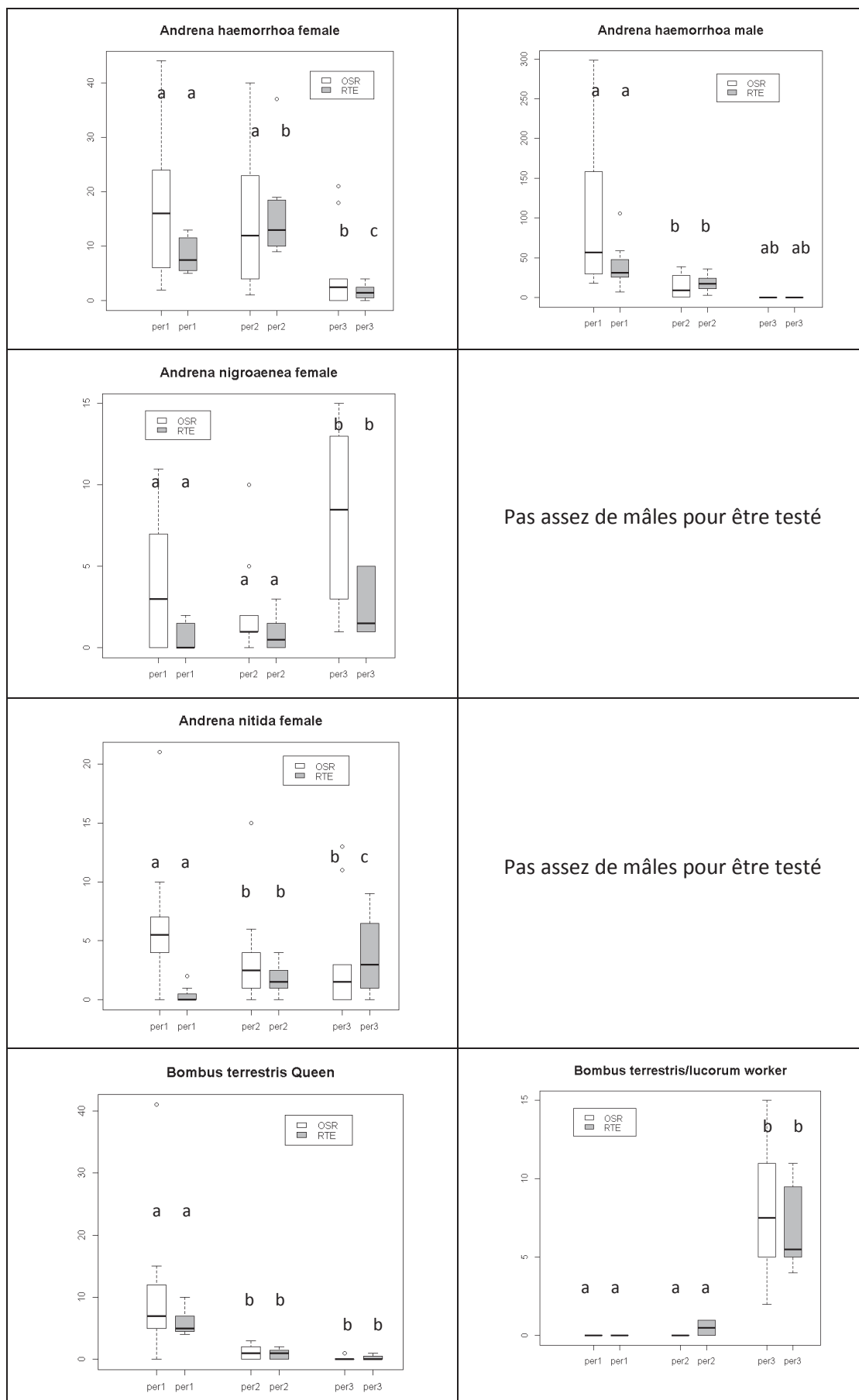
Nous n'avons également observé aucun effet positif ou négatif de la surface en colza autour des tranchées RTE sur les pollinisateurs pendant la période de pleine floraison de la culture. Nos résultats ne suggèrent donc pas d'effets de dilution ou de concentration des abeilles sur les tranchées RTE qui seraient dépendants des quantités de colza dans le paysage. Ces résultats sont contraires à ceux trouvés par Holzschuh *et al.* (2011) qui montraient que l'abondance des bourdons dans des prairies en Allemagne, diminuait avec l'augmentation de la proportion de colza dans le paysage en raison d'un effet de dilution des bourdons sur les ressources. Il se peut que la quantité de colza autour des parcelles RTE, mesurée sur un rayon de 1000m autour de celles-ci ne soit pas la plus appropriée. En effet nous avons vu que le rayon de déplacement des

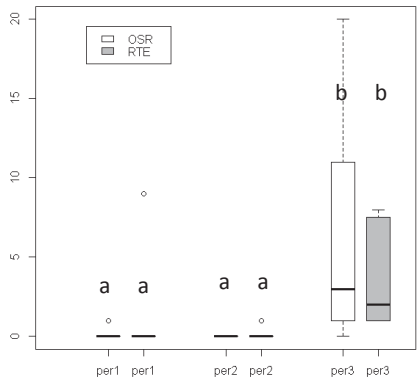
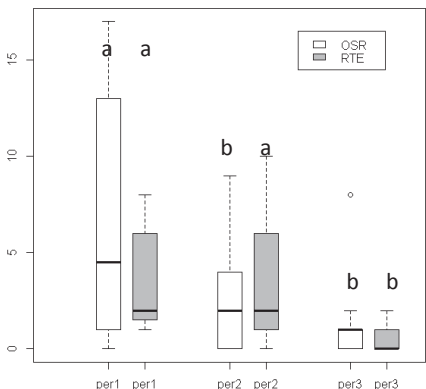
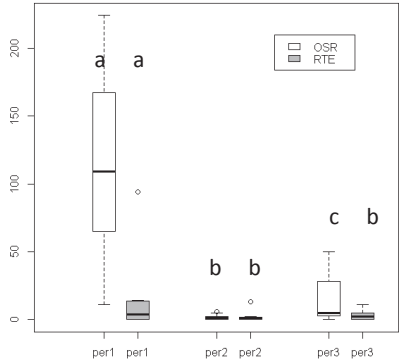
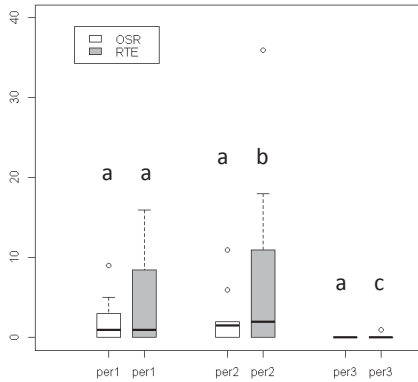
abeilles variée grandement d'une espèce à l'autre (Greenleaf *et al.* 2007). Ainsi, l'effet des surfaces en colza à des échelles plus petites devrait être exploré car certaines espèces pourraient bien répondre à ces échelles.

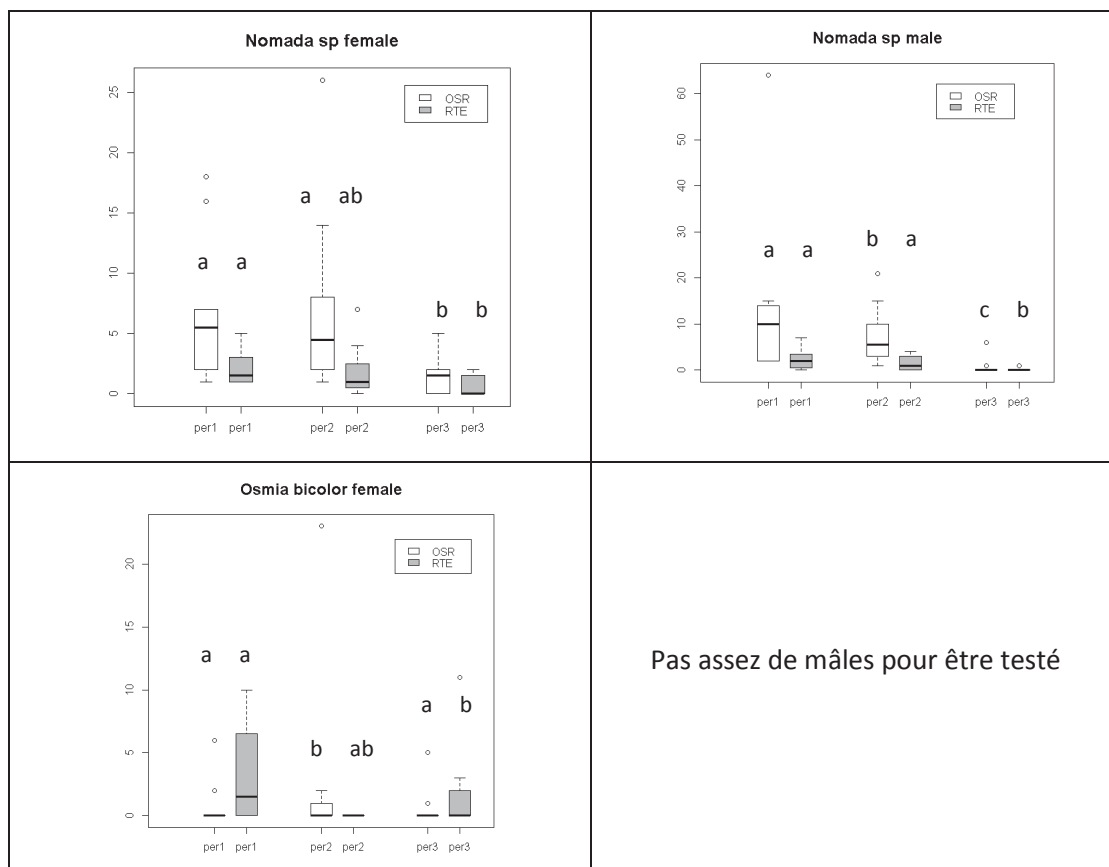
Tableau 21 : Résultats des modèles sur les différentes variables testées. Les boîtes à moustaches blanches figurent le colza et les boîtes à moustaches grises figurent les tranchées RTE. Les lettres au-dessus des boîtes à moustache montrent les résultats des comparaisons multiples. Des lettres identiques entre période 1 et 2 signifie qu'il n'y a pas de différence d'abondance.







<p>Lasioglossum bluetgheni female</p> 	<p>Pas assez de mâles pour être testé</p>
<p>Lasioglossum calceatum female</p> 	<p>Pas assez de mâles pour être testé</p>
<p>Lasioglossum malachurum female</p> 	<p>Pas assez de mâles pour être testé</p>
<p>Lasioglossum pallens female</p> 	<p>Pas assez de mâles pour être testé</p>



XVI. Chapitre 7 : Discussion générale

XVI.1. Rappel de la problématique

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer le(s) rôle(s) des lisières forestières dans la structuration des assemblages de pollinisateurs sauvages (abondance, diversité) avant, pendant et après la floraison massive de deux cultures entomophiles (colza et verger de pomme) à différentes échelles spatiales (locale et paysagère).

A notre connaissance cette thèse est la première en milieu tempéré à traiter de manière approfondie et exclusive les effets des lisières forestières sur les abeilles sauvages retrouvées dans les parcelles agricoles adjacentes ou à proximité. Elle a permis de mettre en évidence :

- l'importance de ces habitats dans les processus de complémentation et supplémentation dans différents systèmes agricoles
- l'importance d'étudier séparément les différents types d'habitats semi-naturels qui composent le paysage car ils ne remplissent pas les mêmes fonctions au même moment pour l'ensemble de la communauté apoïde
- et l'importance d'étudier séparément les réponses de différents groupes écologiques d'abeilles en rapport avec leurs traits d'histoire de vie.

L'objectif de ce dernier volet de thèse n'est pas de rediscuter chacun des résultats déjà exposés dans les chapitres précédents, mais bien d'en faire le bilan général pour mettre en avant les principaux apports de ce travail, tant sur le plan de la connaissance des abeilles que sur les manières de les étudier pour mieux répondre aux problématiques environnementales à venir. Nous présenterons également les limites des études menées et quelques difficultés rencontrées au cours de ces trois années. Enfin, dans une optique appliquée, nous verrons quel type de lisières agroforestières il faut promouvoir pour maximiser leur intérêt écologique et comment les intégrer dans le cadre de l'aménagement agroécologique des paysages agricoles mosaïques.

En annexe 6 de ce manuscrit nous proposons quelques perspectives à donner à ce travail. En annexe 7 vous pourrez également trouver l'ensemble des valorisations effectuées pendant cette thèse ainsi que mes activités d'enseignements.

XVI.2. Limites de ce travail et difficultés rencontrées ?

XVI.2.1. Atouts et limites de la méthode de piégeage utilisée

Dans le cadre de cette thèse les abeilles ont été échantillonnées à l'aide de pièges colorés attractifs. Westphal *et al.* (2008) ont montré que cette méthode d'échantillonnage était la plus efficace dans toutes les zones géographiques étudiées et quel que soit l'habitat échantillonné. Cette méthode présente plusieurs avantages comparés à la capture au filet, l'observation sur placette ou la mise en place de nid piège. Elle permet notamment d'éviter le biais observateur et permet une meilleure estimation de la richesse spécifique globale de la communauté d'abeilles. Cependant cette méthode est connue pour être moins efficace à collecter certains genres tels qu'*Apis*, *Colletes*, *Dasypoda*, *Mellita* ou *Bombus* en comparaison à la méthode de capture au filet ou tel qu'*Osmia* en comparaison à la méthode de capture à l'aide de nid pièges. Pourtant, si l'on compare notre échantillonnage de Bourdons à celui réalisé par Orianne Rollin (Rollin, 2013) à l'aide d'un filet, on s'aperçoit que ce groupe représente un peu plus de 8% de nos captures contre 4,5% des captures pour O. Rollin. Il se peut ainsi que l'utilisation de seaux colorés dont la hauteur dépasse largement le niveau du liquide de piégeage limite la capacité d'échappement de ce groupe. Par contre *Apis mellifera* a certainement été très largement sous-estimée puisqu'elle ne représente que 4% de notre jeu de données contre plus de 70% dans celui d'O. Rollin. Il semble que les abeilles domestiques soient très mal échantillonnées par le seau coloré.

Finalement, pour obtenir une image plus précise de la communauté d'abeilles tant en termes de richesse spécifique qu'en termes d'abondance de ces espèces, il est préférable de pouvoir utiliser différentes méthodes de capture (Nielsen *et al.* 2011).

XVI.2.2. L'obstacle taxonomique

Les abeilles représentent un groupe d'insectes peu connu, certainement en partie dû aux difficultés d'identification (Rasmont *et al.* 1995, Patiny *et al.* 2009). En effet très peu d'espèces sont identifiables à l'œil nu et la plupart nécessite donc d'être observées sous loupe binoculaire. Malgré la publication d'ouvrages remarquables sur la biologie, l'écologie, la

systematique et l'évolution des abeilles sauvages en Europe et dans le monde (par exemple « The bees of the world », Michener 2007), il n'existe pas à l'heure actuelle d'ouvrage de synthèse sur la faune Européenne ou même française qui permet de les identifier jusqu'à l'espèce. Une clé des genres pour la faune française est disponible et facile d'utilisation (Terzo et Rasmont, non publiée) mais l'identification jusqu'à l'espèce est ensuite affaire de spécialistes peu nombreux et qui croulent à présent sous les demandes d'expertises. En effet, les projets Européen qui ont vu le jour ces dernières années sur la problématique « abeilles » ont permis de dégager plusieurs financements pour des thèses dans différentes structures de recherche en France (INRA d'Avignon, CNRS de Chizé, Université de Rennes...). Toutes ces études ainsi que le travail présenté ici se sont heurtés à la même difficulté d'identification des spécimens collectés (Vereecken *et al.* 2007, Patiny *et al.* 2009). Dans le cadre de cette thèse nous avons donc fait le choix d'aller plus loin que l'identification jusqu'au genre afin de faciliter leur travail. En effet, au sein de chaque genre nous avons regroupé les individus en morpho-espèces suivant les critères de déterminations couramment utilisés avant leur envoi aux spécialistes. Les retours des spécialistes ont été positifs quant à cette initiative. Cependant, afin de rendre ce travail faisable dans le cadre d'une thèse de 3 ans nous avons dû faire des choix sur le temps passé à monter et identifier certains groupes. Par exemple les *Nomada* et les *Sphecodes* n'ont pas été montés mais uniquement sexés avant d'être remis en tube pour archivage.

Pour surmonter cette difficulté taxonomique, on voit aujourd'hui un grand nombre de travaux se baser sur l'étude des groupes fonctionnels en classant les insectes suivant des traits morphologiques ou écologiques (Fontaine *et al.* 2006, Neame *et al.* 2012, Bailey *et al.* 2014). Sheffield *et al.* (2013), par exemple, suggèrent que les abeilles cleptoparasites en particulier peuvent être utilisées comme des taxons indicateurs de l'état des communautés d'abeilles car :

- elles jouent un rôle stabilisateur au sein des communautés d'abeilles
- elles représentent le sommet de la chaîne des communautés d'abeilles et sont donc les premières à répondre aux perturbations
- elles sont faciles à distinguer en tant que tel et sont suffisamment diversifiées pour être représentatives des communautés d'abeilles.

Pour répondre au manque de taxonomistes, certains scientifiques voient également dans la technique du barcoding un moyen d'identifier rapidement des individus ou des tissus

d'individus à partir d'un gène du génome mitochondrial (e.g. Decaëns *et al.* 2013, Lees *et al.* 2014).

Quoi qu'il en soit, l'obstacle taxonomique est problématique pour un grand nombre de groupes orphelins dont les pollinisateurs, si bien que Mayer *et al.* (2011) l'évoquent parmi les 86 grandes questions et challenges auxquels devra répondre la recherche en écologie de la pollinisation.

XVI.3. Principaux résultats

XVI.3.1. Etat des connaissances sur le groupe.

Paradoxalement les abeilles représentent un groupe d'insectes largement méconnu et menacé (Rasmont *et al.* 2006, Goulson *et al.* 2008, Potts *et al.* 2010) alors qu'elles sont essentielles pour la pollinisation d'un grand nombre de cultures et de fleurs sauvages (Klein *et al.* 2007, Ollerton *et al.* 2011, Frund *et al.* 2013, Garibaldi *et al.* 2013). Les informations disponibles sur la répartition et l'autécologie des espèces est très hétérogène en fonction des taxons. Même les taxons les mieux renseignés, comme certaines espèces de bourdons, présentent des lacunes de connaissances. Cette méconnaissance tranche avec la place prise par ces insectes dans le débat public et scientifique ces dernières années. Pourtant la répartition, la distribution et l'abondance des espèces sur le territoire, constituent les éléments de base pour définir des actions de conservation (Rasmont et Terzo 1996). Certains traits d'histoire de vie tels que leurs besoins pour la nidification ou en pollen sont également des bases de connaissance pour mieux comprendre le fonctionnement des communautés au sein des paysages et prédire comment elles répondent aux changements environnementaux. Ces constats ont suscité plusieurs projets ces dernières années afin d'acquérir et rassembler rapidement, des données sur l'état des populations de ce groupe à forts enjeux de conservation (Patiny *et al.* 2009).

Au niveau Européen, le projet ALARM (Assessing Large-scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods) entre 2004 et 2008 dans son module "Pollinisateurs" avait pour objectif principal d'étudier le déclin de ce groupe et ses conséquences sur la pollinisation des cultures. Le projet STEP (Statut and Trends of European Pollinators) lancé en 2010, pour

cinq ans, doit permettre de « préciser quelle est la nature et l'étendue du déclin des pollinisateurs », « évaluer son impact écologique et économique », « évaluer l'importance relative de certaines causes possibles », ou encore « poser les fondations de futurs programmes de suivi ».

XVI.3.2. Apport de cette thèse sur la répartition géographique du groupe

Sur l'ensemble des études présentées dans cette thèse nous avons identifié 164 taxons (annexe 5). Ce chiffre est du même ordre que ceux des travaux de thèse de Violette Le Féon (2010) ou ceux d'Orianne Rollin (2013) avec respectivement 111 et 191 espèces identifiées. Cependant il faut rappeler que nous nous sommes limités à l'identification au genre pour environ 3400 individus sur un peu plus de 40000 spécimens récoltés. De plus notre période d'échantillonnage entre mars et juillet ne couvre pas la totalité de la période d'activité des abeilles (de mars à octobre ; Michener 2007). Mais rappelons aussi qu'en plus des sites d'étude situés à proximité du Centre Irstea, dans le Loiret (45) et le Cher (18), nous avons eu l'opportunité d'échantillonner au printemps dans des parcelles du Sud de la France; or on sait que le milieu Méditerranéen apporte une diversité importante. Sur une seule période de 15 jours d'échantillonnage (cf Chapitre 3) nous avons identifié 13 taxons spécifiques à cette zone.

L'ensemble des données récoltées pendant cette thèse, a été ou sera intégré aux projets d'atlas actuels (Atlas Hymenoptera, Atlas Biodiversité de la Commune de Nogent-sur-Vernisson, Data Fauna Flora). Notre échantillonnage permet de compléter les données sur l'aire de répartition d'un grand nombre d'espèces. Certaines unités sont encore sous la loupe binoculaire de spécialistes car elles nécessitent encore des vérifications. Dernièrement, David Genoud (spécialiste du groupe *Andrena*) nous a confirmé la présence d'*Andrena avara* dont il existe uniquement des données dans le Sud de la France (Com pers David Genoud). Or ce spécimen a été trouvé en région Centre, il s'agit donc d'une donnée remarquable à cette latitude (figure 85). A terme nous proposerons quelques notes faunistiques sur nos relevés dans des revues telles que le « Bulletin de la Société Entomologique de France ».

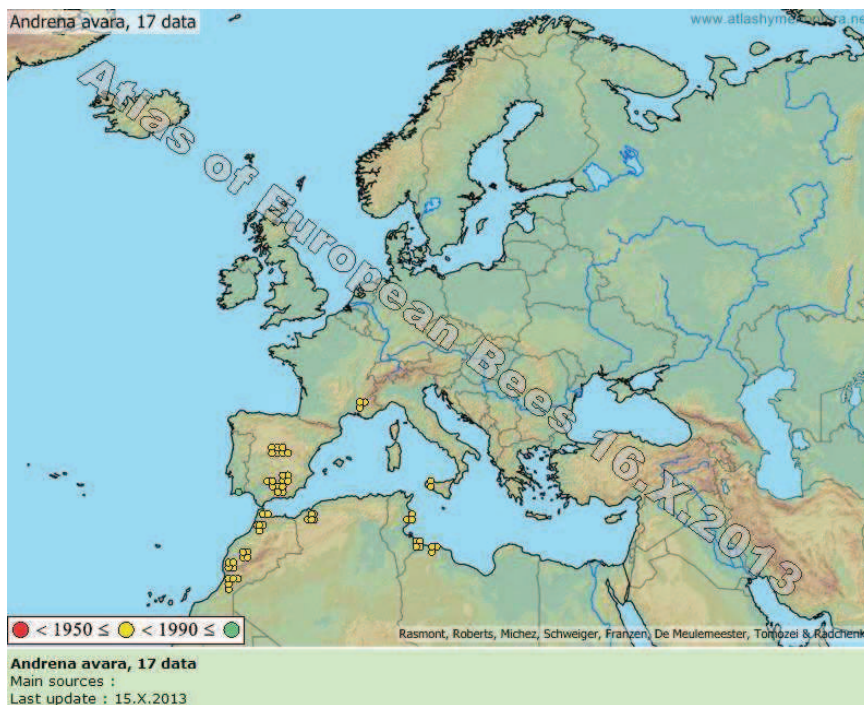


Figure 85 : Connaissance sur la répartition d'*Andrena avara* au niveau Européen, au 15 juin 2013 (Source : <http://www.atlashymenoptera.net>)

XVI.3.3. Quel rôle écologique des lisières forestières pour les abeilles ?

Les abeilles sont principalement des espèces thermophiles de milieux ouverts (Michener 2007) ; or les lisières forestières correspondent aux bordures d'un milieu fermé. C'est peut-être pour cela que les effets des lisières forestières sur les populations d'abeilles sauvages ont été peu étudiés jusqu'à présent en milieu tempéré. Pourtant dans les paysages agricoles dans lesquels nous avons travaillé il apparaît qu'elles jouent un rôle majeur dans la conservation des abeilles. La réponse des individus, des populations et des communautés est largement dépendante de la distribution spatiale et temporelle de trois ressources essentielles : les sites de nidifications, les sites où trouver les ressources florales et les sites d'hibernation (Kremen *et al.* 2007). Dans les trois paragraphes suivants nous présenterons comment les lisières forestières peuvent apporter ces trois ressources au regard des résultats de nos travaux et de la bibliographie existante.

XVI.3.3.1. Les lisières forestières comme sites de nidification

La ressource en sites de nidification comprend à la fois le substrat dans lequel ou sur lequel les abeilles nidifient et les matériaux nécessaires à la construction du nid. Potts *et al.* (2005) ont

démonstré que la disponibilité de ces deux éléments (substrat et matériaux de construction) joue un rôle déterminant dans l'organisation des communautés. En effet la qualité, la quantité et la diversité de site de nidification disponibles dans l'espace et le temps vont déterminer quelles sont les espèces que peuvent soutenir un paysage (Tscharntke *et al.* 2005a).

➤ Cas des Andrènes

Dans les chapitres 3 et 5 de ce manuscrit nous avons montré que les lisières forestières étaient vraisemblablement les sites de nidification ou d'accouplement d'un groupe important d'abeilles printanières, les *Andrena*. Les sites de nidification des abeilles sauvages sont plutôt difficiles à localiser sur le terrain, à moins de ne prospecter intensivement qu'une petite surface (Waters *et al.* 2011) ; nous avons donc utilisé la distribution spatiale des mâles et des cleptoparasites de ce groupe pour déterminer de manière indirecte les sites de nidification. En effet, la principale activité des mâles d'Andrènes est de trouver des femelles prêtes à s'accoupler (Eickwort et Ginsberg 1980). Certains patrouillent le milieu, marquant la végétation autour des sites de nidification ou de nourrissage des femelles à l'aide de sécrétions produites par leurs glandes mandibulaires. Ceci produit des « spots » qui sont attractifs à la fois pour les femelles mais aussi pour d'autres mâles et leurs cleptoparasites (Ayasse *et al.* 2001, Tengö 1979). D'autres recherchent activement les femelles réceptives sur les sites d'émergence grâce à des phéromones émanant des nids ou des femelles (Butler 1965, Tengö 1979) (figure 86).

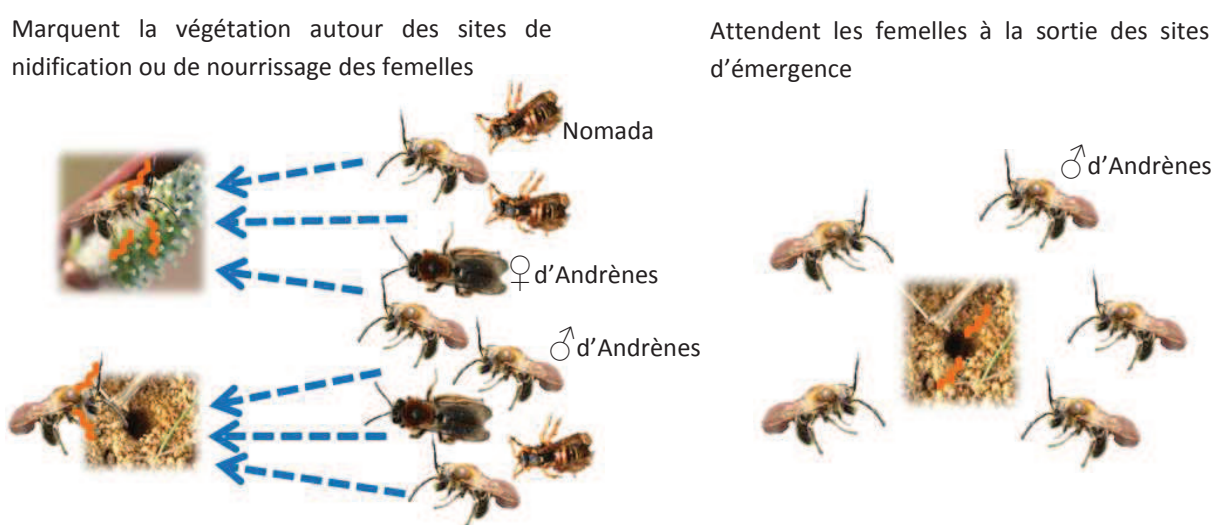


Figure 86: Stratégie des mâles d'Andrènes pour trouver des femelles réceptives

Les *Nomada* cleptoparasites, elles, recherchent des nids d'Andrènes où elles pourront pondre leurs œufs. Leur succès reproducteur dépend donc de leur capacité à trouver les nids de l'hôte et à y déposer leurs œufs. Cane (1983) a montré que les femelles de *Nomada* utilisent l'odeur de leur hôte pour en détecter les nids. La même odeur est produite par les mâles de *Nomada* pour attirer leurs femelles. Il semblerait que cette sécrétion soit ensuite déposée sur la femelle durant l'accouplement, permettant ainsi aux femelles l'accès aux nids de leur hôte (Tengö et Bergstrom 1977) (figure 87).

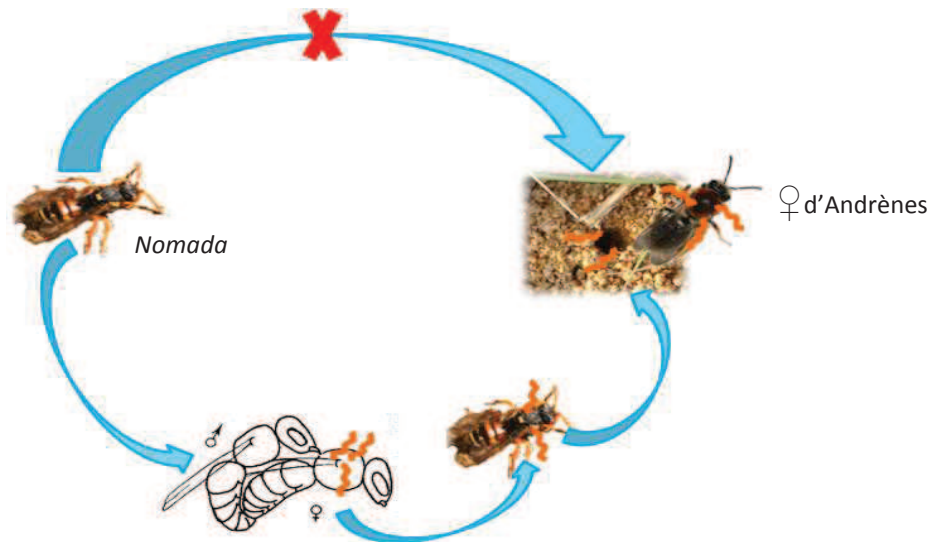


Figure 87: Stratégie des *Nomada* pour accéder aux nids de leurs hôtes d'après Tengö et Bergstrom (1977).

Un piège contenant une forte abondance de *Nomada* cleptoparasites et de mâles d'*Andrena* devrait donc indiquer la présence de sites de nidification ou au moins d'accouplement d'Andrènes dans sa proximité.

Il faut toutefois noter que la bibliographie trouvée sur le sujet est plutôt ancienne et les méthodes utilisées à ces époques pour comprendre les stratégies reproductives (notamment l'utilisation des phéromones) encore à leur début. Cependant, lors de nos passages pour échantillonner les abeilles ou pour faire les relevés flore, nous avons effectivement observé des rassemblements importants de ces différents groupes sur plusieurs des lisières forestières étudiées.

Les femelles ne peuvent pas être utilisées pour localiser leurs nids car leur principale activité est de trouver les ressources florales pour approvisionner leurs larves. Etant des « Central Place Forager », elles font des allers retour entre leur nid et les ressources florales (figure 88). Dans les chapitres 3 et 5, nous avons effectivement observé une répartition plus homogène des

femelles sur les différents compartiments du paysage étudié, vraisemblablement dépendante de leur capacité de vol (Chapitre 3). Nous en avons conclu que la ressource en fleur se répartissait donc à différents endroits dans le paysage.

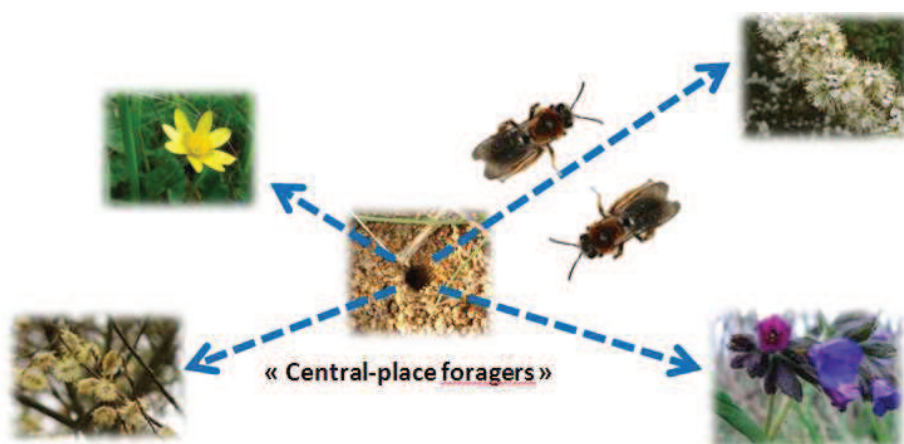


Figure 88: Déplacement des femelles dans le paysage.

A notre connaissance, il s'agit de la première utilisation de cette méthode indirecte de localisation des sites de nidification d'un groupe, bien que d'autres auteurs aient déjà constaté une distribution des *Nomada* similaire à celle des Andrènes sur leurs sites d'étude (Le Féon 2010) mais sans jamais pouvoir conclure sur sa signification (trop faible abondance des relevés).

➤ Cas des espèces cavicoles

Par rapport aux lisières avec des habitats semi-naturels de végétation basse, les lisières forestières sont également les habitats les plus à même d'offrir des cavités pour les espèces cavicoles se situant au-dessus du sol, dans les arbres. On peut distinguer les besoins des espèces cavicoles solitaires des besoins des espèces cavicoles sociales. Dans le cas des espèces solitaires ces cavités résultent des trous de sortie de différentes espèces de xylophages. Les préférendums écologiques des espèces pour le diamètre de ces trous (e.g. Scott 1994) sont susceptibles d'influencer les espèces présentes. Dans le cas des espèces sociales telles qu'*Apis mellifera* ou plusieurs espèces de bourdons, les cavités sont de plus gros diamètres et résultent souvent de la mort d'une branche, de l'activité d'un oiseau cavicole ou d'une nécrose après

blesse (foudre, engin d'exploitation...). Là encore la forme et la taille des cavités sont susceptibles d'influencer les espèces présentes (e.g. Schmidt et Thoenes, 1992).

Dans notre étude il n'était pas possible de montrer que les espèces cavicoles utilisaient effectivement la lisière forestière pour nidifier, simplement car la méthode d'échantillonnage utilisée est inadaptée pour le déterminer (Sobek *et al.* 2009). Dans l'annexe 6 nous proposons des protocoles expérimentaux qui pourraient être mis en place pour définir de manière directe les capacités des lisières forestières à offrir ce type de ressource.

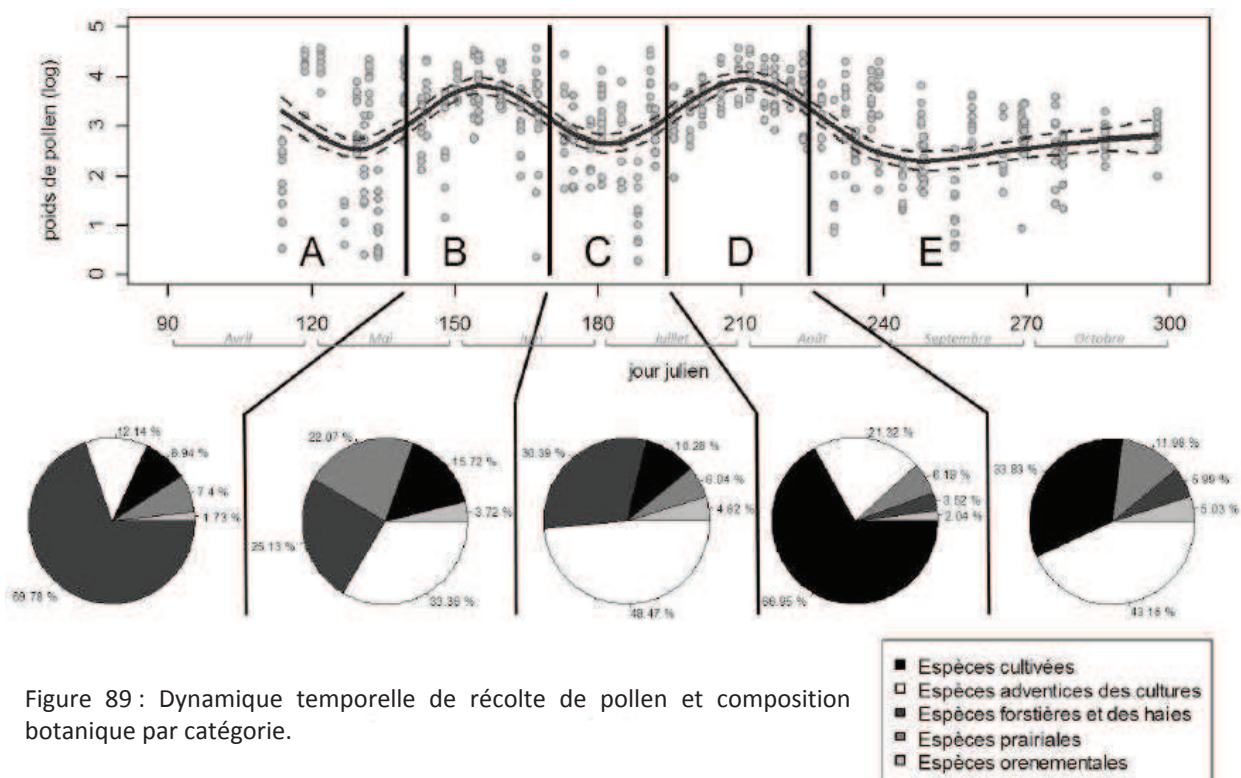
XVI.3.3.2. Les lisières forestières offrent aussi le couvert

Les abeilles femelles nourrissent leurs larves avec une mixture de nectar et de pollens. Les adultes se nourrissent également de ces ressources pour leur besoins en protéines et en énergie (Michener 2007). Plusieurs études ont montré que la diversité spécifique des abeilles sauvages augmente avec l'abondance et la richesse florale (Biesmeijer *et al.* 2006, Williams *et al.* 2012). Les ressources florales jouent donc un rôle important dans l'organisation des communautés (Potts *et al.* 2003, Roulston et Goodell 2011). Bien que notre méthode d'échantillonnage ne nous ait pas permis d'observer les interactions plantes/pollinisateurs, nous avons montré dans le chapitre 5 que les variations d'assemblages d'abeilles sur les différentes lisières étudiées étaient expliquées par les variations d'assemblages de fleurs. Au début du printemps les lisières forestières sont susceptibles d'offrir des ressources florales abondantes car un grand nombre d'arbres et arbustes (e.g. *Malus* sp., *Prunus* sp., *Sambucus* sp.) y fleurissent. Ils représentent les premières ressources florales abondantes pour les abeilles avant la floraison des premières cultures. Plus tard dans la saison d'autres espèces d'arbres et de ligneux fleurissent sur les lisières forestières comme *Acer* sp, *Cornus* sp, *Crataegus* sp, *Fraxinus* sp, *Quercus* sp ou *Rubus* sp.

Bien que peu d'étude existe sur les besoins quantitatifs en pollen des espèces, Muller *et al.* (2006) montrent que sur 41 espèces, 85% requéraient le contenu global en pollen de plus de 30 fleurs pour approvisionner une seule cellule de couvain et que certaines espèces requéraient même plus de 1000 fleurs pour nourrir une seule larve. En raison de leur taille et la quantité de fleur produite, les arbres peuvent représenter une ressource pollenifère ou nectarifère majeure. De plus, comme les abeilles sont des central place forager et sont limitées dans leur

déplacement (Greenleaf *et al.* 2007), elles tirent parti de la densité florale plus élevée par unité de surface que les arbres procurent comparé aux plantes herbacées. On connaît également peu les besoins qualitatifs des espèces en pollen. Récemment Di Pasquale *et al.* (2013) a montré que des abeilles domestiques nourris avec du pollen de ronce, riche en protéines, présentaient les mêmes taux de survie que des abeilles nourris avec un mélange de pollens. Cependant, comparé à d'autres pollens aussi ligneux (*Cistus*, *Erica*, *Castanea*) le mélange est toujours le meilleur. En plus d'offrir en quantité des ressources pollénifères, les lisières sont susceptibles d'offrir une diversité de ressources importante si différentes espèces de ligneux sont préservées.

Des études sur le régime alimentaire d'*Apis mellifera* ont montré que la contribution des espèces ligneuses dans l'alimentation pouvait être considérable à certains moments de la saison d'activité de cette espèce (Odoux *et al.* 2012, Requier *et al.* 2012). Requier *et al.* (2012) ont mené une étude entre 2008 et 2011 sur la dynamique temporelle de la sélection alimentaire chez l'abeille domestique (*Apis mellifera*) dans une plaine agricole de l'Ouest de la France en région Poitou-Charentes. Ils montrent que la part de pollen récolté provenant d'espèces forestières ou de haies atteint 70% durant avril et début mai (figure 89). Durant la floraison du colza (mai-juin) puis entre la floraison du colza et du tournesol (juin-juillet) respectivement 25 et 30% du pollen provient d'espèces ligneuses alors que les cultures ont participé seulement à 15 et 10% de la récolte de pollen. Puis la contribution des ressources ligneuses au pollen récolté est devenue marginale (entre 3 et 6%) à partir de la floraison du tournesol (mi-juillet).



Ces résultats témoignent de l'importance que peuvent représenter les espèces ligneuses dans l'alimentation des abeilles domestiques et donc certainement d'autres espèces, en particulier au printemps. Rollin *et al.* (2013) ont montré sur la même plaine agricole de l'Ouest de la France, en région Poitou-Charentes, que l'échantillonnage au filet des abeilles dans les habitats semi-naturels ligneux montrait une forte attractivité florale de ces ressources pour l'ensemble des abeilles. Même pendant la floraison du colza, les abeilles domestiques, bourdons, et autres abeilles sauvages étaient plus fréquemment présents et plus abondants dans ces habitats que dans les autres compartiments fleuris étudiés (habitats semi-naturels herbacés et parcelles en colza).

Enfin, le pollen n'est pas la seule ressource que les arbres et les ligneux peuvent offrir en abondance. Par leur système racinaire étendu, les arbres sont susceptibles d'offrir du nectar en quantité et de manière continue.

XVI.3.3.3. Les lisières forestières comme abris et sites d'hibernation

Enfin nous évoquerons une troisième ressource susceptible d'être présente en abondance sur les lisières forestières : les sites d'abris et d'hibernation. La présence de litières, buissons et cavités diverses sont autant de sites potentiels pour servir d'abris lorsque les conditions climatiques ne permettent pas aux abeilles de se nourrir ou de se reproduire. De plus, par leur profondeur, les lisières forestières seraient plus favorables aux abeilles sauvages que les haies en fournissant un meilleur effet thermorégulateur. On sait par exemple qu'à la tombée de la nuit, les lisières forestières sont plus chaudes que n'importe quels autres éléments du paysage car elles libèrent les radiations infra-rouges accumulées par la forêt pendant la journée (Robert *et al.* 1976).

La diversité des habitats offerts par la lisière forestière et leur stabilité les rend également propice à accueillir plusieurs espèces hibernantes telles que les bourdons. En effet, les femelles reproductrices quittent le nid chaque année pour se reproduire, puis elles doivent passer l'hiver à l'abri avant de commencer une nouvelle colonie l'année suivante (cf figure 2 dans l'Introduction générale). La qualité des habitats pour l'hibernation est très importante car ce sont eux qui détermineront la présence de ces espèces à proximité des cultures au printemps suivant. Ceci a déjà été démontré pour les régulateurs des ravageurs de culture ; la qualité de ces habitats détermine leur présence au printemps, augmentant ainsi les chances de maintenir à un niveau bas les populations de ravageurs (Tenhumberg et Poehling, 1995). Malgré leur importance, nous n'avons pas trouvé d'étude qui porte sur les qualités de ces habitats. En comparaison il existe déjà pas mal d'étude sur les besoins des abeilles en terme de ressources florales (e.g. Muller *et al.* 2006, Di Pasquale *et al.* 2013), notamment grâce aux travaux qui portent sur les interactions plantes-pollinisateurs (Memmott *et al.* 2007, Rollin *et al.* 2013, Geslin *et al.* 2013). Quelques études portent également sur les conditions abiotiques des sites de nidification (e.g. Potts et Wilmer 1997, Julier et Roulston 2009).

XVI.4. Précisions sur les processus de complémentation spatiale et temporelle : leçon méthodologique.

Dans un paysage agricole mosaïque, les différentes ressources dont ont besoin les abeilles sont dispersées, produisant un patchwork d'habitats partiels (Westrich 1996). Les études considèrent souvent les effets d'un ensemble d'habitats favorables sur les abeilles (Brosi 2009, Le Féon *et al.* 2010, Klein *et al.* 2012) sans en distinguer les caractéristiques. Pourtant, Carré *et al.* (2009), qui ont échantillonné les abeilles dans des parcelles de cultures entomophiles dans cinq pays européens, ne montrent pas d'effet de la quantité d'habitats semi-naturels autour de ces parcelles ni sur l'abondance des abeilles sauvages ni sur leur diversité taxonomique (ici mesurée par le nombre de sous-genres et non le nombre d'espèces). Ils montrent en revanche que la diversité des abeilles était positivement associée à la densité de forêts feuillues et insistent pour que les études différencient le type de milieu naturel périphérique. Nos résultats appuient cette démarche puisque nous avons montré que l'intérêt des abeilles pour trois types de lisières variait dans la saison (Chapitre 5).

Au printemps ce sont les lisières forestières qui semblent être les plus intéressantes car elles abritent les sites de nidification ou d'accouplement pour un groupe majeur de pollinisateurs printaniers que sont les *Andrena*. Watson *et al.* (2011) ont déjà mentionné un rôle positif des surfaces boisées au printemps. Cependant, nous avons aussi observé que les femelles d'*Andrena* se dispersent aléatoirement sur les 3 lisières laissant supposer qu'elles y trouvent des ressources complémentaires comme les ressources florales.

Plus tard dans la saison, nous avons montré que les lisières « ouvertes » étaient susceptibles d'accueillir d'autres groupes d'espèces. En effet, leur meilleure exposition les rendrait plus favorables aux espèces plus thermophiles telles que les *Lasioglossum* et les *Halictus*. De plus, ces lisières abritent un grand nombre de plantes herbacées qui fleurissent plus tard dans la saison, offrant ainsi une ressource florale intéressante et complémentaire.

Pour mieux comprendre les processus de complémentation, nos travaux suggèrent également d'analyser séparément différents groupes écologiques selon le sexe et certains traits d'histoire de vie liés au comportement de nidification (chapitres 3, 4 et 5), au sexe (Chapitres 3, 4 et 5), à la capacité de dispersion (chapitres 1, 3 et 6), au voltinisme ou à la durée de la période

d'activité (Chapitre 6). En effet, au vu de la grande diversité des traits d'histoire de vie de ce groupe (Michener *et al.* 2007), il semble irraisonnable d'analyser ses réponses à différents facteurs de manière généralisée, en particulier si des comparaisons de différents types d'habitats ou l'évaluation de la santé des communautés sont le sujet des investigations. De plus, les analyses qui prennent en considération les traits d'histoire de vie offrent de nouvelles perspectives de compréhension du fonctionnement des communautés d'abeilles et leur réponse face à des perturbations (Williams *et al.* 2010, Neame *et al.* 2012, Sheffield *et al.* 2013).

XVI.5. Précisions sur « l'outil DIT »

Dans le Chapitre 3 (Influence de la distance à la lisière forestière sur les abeilles présentes dans le colza) nous avons utilisé la mesure de DIT (distance inter-tégulaire) de chaque espèce (femelle uniquement) comme indicateur de leurs capacités de dispersion au sein de la parcelle de colza. Nos résultats suggèrent que ce trait morphologique limite les capacités de dispersion des individus au sein de la culture. Cependant, il nous paraît important de moduler cette relation de la DIT avec les capacités de dispersion en y ajoutant des considérations sur la thermorégulation des espèces. En effet, les espèces de printemps sont toujours plus grosses que les espèces d'été pour des raisons de thermorégulation. Il se peut donc que la relation observée au printemps ne soit pas visible en été.

Il serait intéressant de comparer nos données de printemps avec une étude similaire mais effectuée sur une culture d'été, comme le tournesol.

XVI.6. Précisions sur l'exclusion des mâles et des parasites lors de l'utilisation de la DIT

Dans le chapitre 3 (Influence de la distance à la lisière forestière sur les abeilles présentes dans le colza) nous avons utilisé la mesure de DIT (distance inter-tégulaire) des femelles de chaque espèce comme indicateur de leurs capacités de dispersion au sein de la parcelle de colza. Nos résultats suggèrent que ce trait morphologique limite les capacités de dispersion des femelles au sein de la culture et peut donc altérer le service de pollinisation. Dans ce chapitre et l'article qui en est issu (Bailey *et al.* 2014) nous précisons que les mâles n'avaient pas été inclus dans nos calculs car ils ne prennent aucune part dans les soins apportés aux couvains et ne collectent

donc pas activement de pollen contrairement aux femelles. De même, les parasites *Bombus* (*Psithyrus*), *Nomada* et *Sphecodes* n'avaient pas été inclus dans nos calculs car eux non plus n'apportent aucun soin à leur couvain et ne collectent donc pas activement de pollen. A la suite nous avons écrit concernant les femelles qu'elles étaient en plus des central-place foragers qui se déplacent donc activement entre le champ et leur nid et qu'elles étaient alors les « vrais » pollinisateurs du colza : (...) *Moreover, females exhibit central-place foraging so they actively travel from crop to nest. They are the actual OSR pollinators.*(...) (Bailey et al. 2014). Il convient de nuancer ces propos car les mâles et les parasites peuvent être en effet très actifs dans la pollinisation. Il suffit pour cela qu'ils soient des transporteurs passifs de ce pollen sur leur corps. Aucune étude à notre connaissance n'a encore mesuré et comparé l'efficacité des mâles, des femelles et des parasites dans la pollinisation des cultures. Il serait intéressant de refaire nos calculs sur les DIT des mâles et des parasites pour voir si l'on observe également que ce trait morphologique limite les capacités de dispersion de ces deux groupes au sein de la culture. Malheureusement les données de DIT sur les mâles ne sont pas encore disponibles. Il est fort probable toutefois que l'on ne puisse pas observer grand-chose puisque dans notre étude (colza et printemps) plus de 80% des mâles et des parasites sont uniquement présents sur la lisière forestière (0m), démontrant que leur répartition au sein de la parcelle est sans doute liée à leur comportement de reproduction (cf. XVI.3.3.1.).

XVI.7. Réflexion générale sur la gestion du linéaire de lisière et son intégration dans l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles mosaïque

XVI.7.1. Comment gérer les lisières agro-forestières pour maximiser leur intérêt écologique ?

Dans les paragraphes précédents nous avons vu que les lisières forestières sont susceptibles d'offrir en quantité et diversité des sites de nidification, d'abris, d'hibernation ainsi que des ressources florales abondantes et diversifiées pour un grand nombre d'espèces.

Sur nos sites d'étude les lisières agroforestières sont gérées au moins une fois par an à l'aide de gros engins qui viennent couper les branches dépassant sur la parcelle agricole. Il en résulte une lisière franche et abrupte entre la forêt et la parcelle agricole sans zone de transition entre

la strate arborée de la forêt et la culture. Leur intérêt écologique reste donc limité. Au contraire, des lisières agroforestières progressives, grâce à la multiplication des essences et la diversification de la flore qu'elles induisent, offrent des potentialités multiples en termes de ressources florales, de sites de nidification, d'hibernation ou d'abris (figure 90). Les différentes ceintures de végétation qu'elles arborent permettent à plusieurs espèces d'utiliser les différents habitats qu'elles offrent. De plus, nous recommandons que les branches mortes ou les arbres vieillissants et morts ne soient pas systématiquement « nettoyés » pour des raisons « esthétiques, de santé ou de sécurité » mais qu'ils soient plutôt laissés en place pour servir d'abri et de sites de nidification à différentes espèces.

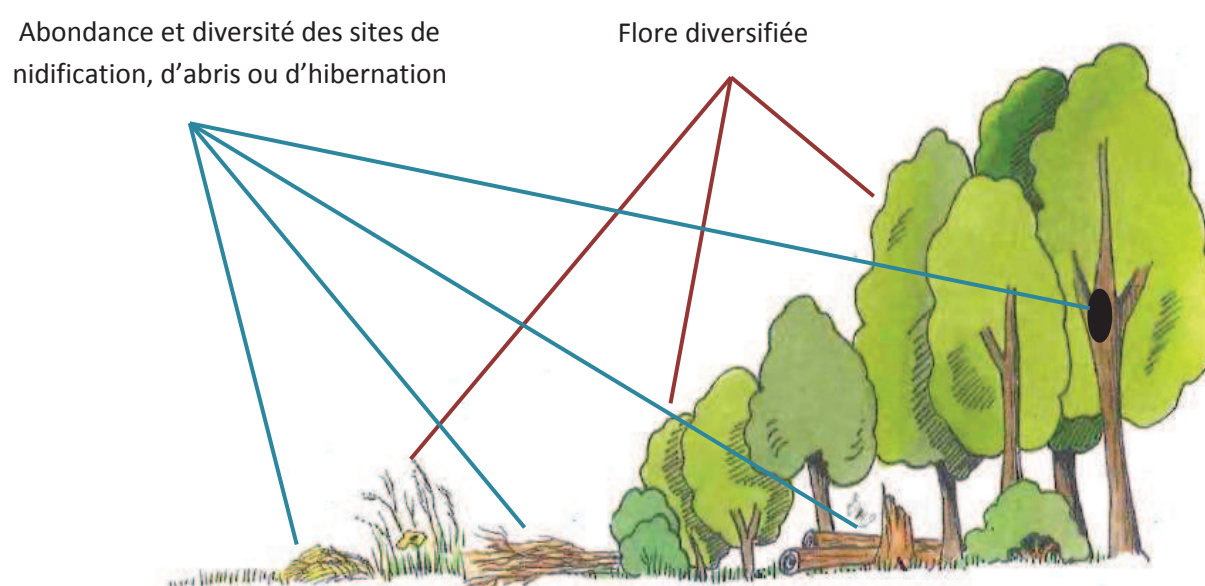


Figure 90 : Les lisières étagées, de par leur composition et leur structure variées, profitent à de nombreuses espèces d'abeilles (adapté de Fichet 2011).

Enfin, les lisières progressives offrent également des avantages pour la stabilité du peuplement forestier adjacent en cas de fort vent (figure 91). Son profil plus perméable permet au vent de s'engouffrer en partie dans les sous-étages et de s'élever doucement vers le haut. Les turbulences sont ainsi atténuées et leur portée est augmentée, ce qui diminue significativement le risque de chablis et de bris de vent (= structure optimale d'une lisière) derrière la lisière. Finalement les coûts de mise en place de lisières étagées doivent être contrebalancés face au bénéfice qu'elles apportent à la fois à la parcelle agricole et au boisement.

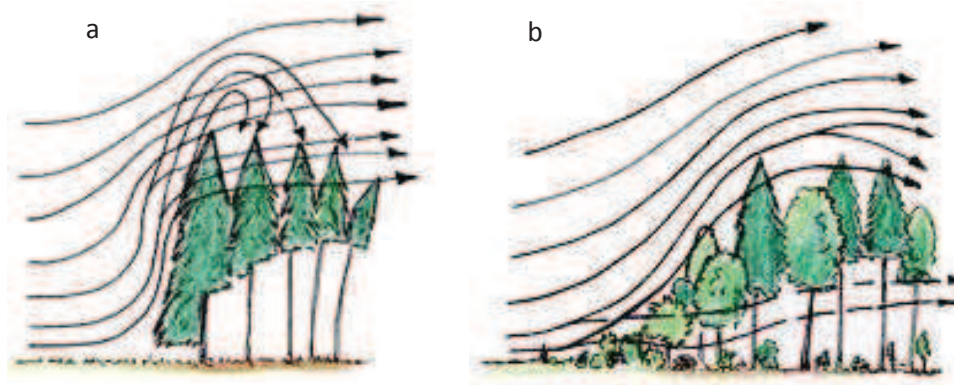


Figure 91 : Effet du vent sur une lisière non étagée, dense et fermée (a) et une lisière étagée (b). ([http://www.waldwissen.net/wald/naturschutz/arten/wsl_waldrand/index FR](http://www.waldwissen.net/wald/naturschutz/arten/wsl_waldrand/index_FR))

XVI.7.2. Intégration des lisières forestières dans l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles mosaïque

Plusieurs études ont montré l'impact positif des habitats semi-naturels sur les abeilles présentes dans les parcelles agricoles (Kim *et al.* 2006, Le Féon *et al.* 2010) et le service de pollinisation (Klein *et al.* 2012, Holzschuh *et al.* 2012).

Nos résultats supportent clairement l'hypothèse selon laquelle les lisières forestières peuvent être vues comme un habitat important pour les pollinisateurs des deux cultures étudiées. Nous avons prouvé indirectement que la lisière forestière est vraisemblablement le site de nidification ou d'accouplement pour un nombre important d'espèces printanières, du genre *Andrena* (Chapitre 3 et 5). De plus, la lisière forestière offre potentiellement dès le début du printemps une diversité de ressources florales indissociables de la diversité des abeilles (Frund *et al.* 2013, Rollin *et al.* 2013). Nous avons vu également que d'autres types de lisières sont prospectés par les abeilles pour les ressources alimentaires complémentaires ou les sites de nidification pour certaines espèces car elles offrent des conditions abiotiques plus adaptées à leurs exigences.

Nos résultats ont encore montré que la taille et la forme des parcelles peuvent avoir un impact négatif sur le service de pollinisation à cause de la diminution des pollinisateurs avec la distance à la lisière, notamment en lien avec leur capacité de vol (Chapitre 3). Il nous paraît toutefois prématuré d'en tirer des déductions normatives pour optimiser la densité de lisières et la taille des parcelles dans le cadre de l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles

mosaïques. En effet, nous avons vu que d'autres facteurs comme l'historique des traitements, le travail du sol, les rotations, l'assolement ou l'orientation des lisières ont un impact sur la présence des abeilles au sein des parcelles (Chapitres 3 et 4). Toutefois, Brosi *et al.* (2008) suggèrent une stratégie de conservation de petites parcelles d'habitat pour les abeilles fournissant le service de pollinisation, dispersées au sein de l'exploitation. L'effet bénéfique de ces petites tâches d'habitats est possible uniquement :

- s'ils sont mis en réseau et qu'ils forment un ensemble d'habitats complémentaires et stables où les abeilles trouveront toutes les ressources dont elles ont besoin pour survivre dans leur rayon de déplacement.
- ou s'il existe encore dans le paysage des habitats sources (Tscharntke *et al.* 2005, 2012)

La gestion des systèmes agricoles influencent également la diversité des abeilles présentes. Par exemple, Holzschuh *et al.* (2007), Rundlöf *et al.* (2008) et Holzschuh *et al.* (2010) ont montré que les abeilles sont plus abondantes ou plus diversifiées dans les bordures ou les parcelles en agriculture biologique comparées à celles en agriculture conventionnelle. Pour les auteurs, l'effet positif de l'agriculture biologique est principalement lié à une quantité et une diversité des ressources florales plus importantes du fait de l'absence d'herbicides et de fertilisants minéraux. Les fleurs sont davantage présentes sur les bordures de champs, mais également au sein des parcelles agricoles, même de céréales, habituellement considérées comme « inhospitalières » aux abeilles (Holzschuh *et al.* 2007). Carvalho *et al.* (2011) se sont intéressés à l'impact de ces adventices sur les pollinisateurs et la pollinisation dans les cultures de tournesol en Afrique du Sud. Ils montrent qu'elles atténuent les effets négatifs d'éloignement des parcelles de tournesol aux habitats semi-naturels en rendant les parcelles plus attractives et en formant des îlots de ressources continus entraînant l'établissement des pollinisateurs au sein des parcelles. En effet, les auteurs observent deux fois plus de nids de terrololes dans les parcelles où les adventices sont abondantes. De plus, cette présence accrue de pollinisateurs au sein des parcelles entraîne elle-même une augmentation des interactions entre *Apis mellifera* et d'autres espèces sur les tournesols, ce qui conduit *Apis mellifera* à bouger davantage entre les fleurs, augmentant ainsi les fécondations croisées et donc les meilleurs rendements observés.

Il semble donc que la conservation de tâches d'habitats naturels associées à des pratiques agricoles plus extensives ne soit pas forcément synonymes de baisse de rendement. Au contraire, en augmentant la diversité des abeilles présentes dans la culture, les rendements sont améliorés (Carvalho *et al.* 2011). Ceci est cohérent avec les résultats de Polasky *et al.* (2008) qui ont appliqués à un bassin versant nord-américain un modèle pour trouver des patrons d'utilisation du sol qui permettent à la fois de maximiser les objectifs de conservation de la biodiversité tout en maintenant à un niveau donné les rendements économiques et vice versa. En faisant attention à l'arrangement spatial des différentes activités, ils trouvent des patrons d'utilisation du sol qui permettent de maintenir à la fois des niveaux de biodiversité et des rendements économiques élevés.

De plus, rappelons que des assemblages de pollinisateurs diversifiés et abondants fournissent un service de pollinisation plus stable sur les saisons et les années pour une gamme de cultures plus large (Klein *et al.* 2003, Greenleaf et Kremen 2006b, Hoehn *et al.* 2008, Winfree et Kremen 2009). Ainsi, dans un contexte de changement global, la conservation de la biodiversité des pollinisateurs en général est essentielle pour assurer la viabilité des services de pollinisation dans l'avenir (Christmann et Aw-Hassan 2012).

Enfin on peut rappeler que les lisières forestières aux abords des parcelles agricoles fournissent également d'autres services écosystémiques (chapitre 1) en contribuant par exemple au maintien de l'équilibre entre population d'auxiliaires et de ravageurs (Bianchi *et al.* 2005, Stutz *et al.* 2011).

A la lumière de nos résultats et de ceux de la littérature, nous suggérons que l'aménagement agro-écologique des territoires agricoles intègre (i) des lisières forestières dans un réseau de zones favorables aux abeilles, au sein de la matrice agricole, en considérant les besoins des différentes espèces et groupes écologiques ainsi que leur capacité de vol, et (ii) des systèmes agricoles plus extensifs qui permettent à la fois le maintien de la biodiversité et des services associés, indispensables à la durabilité de l'agriculture (Foley *et al.* 2005, figure 92).

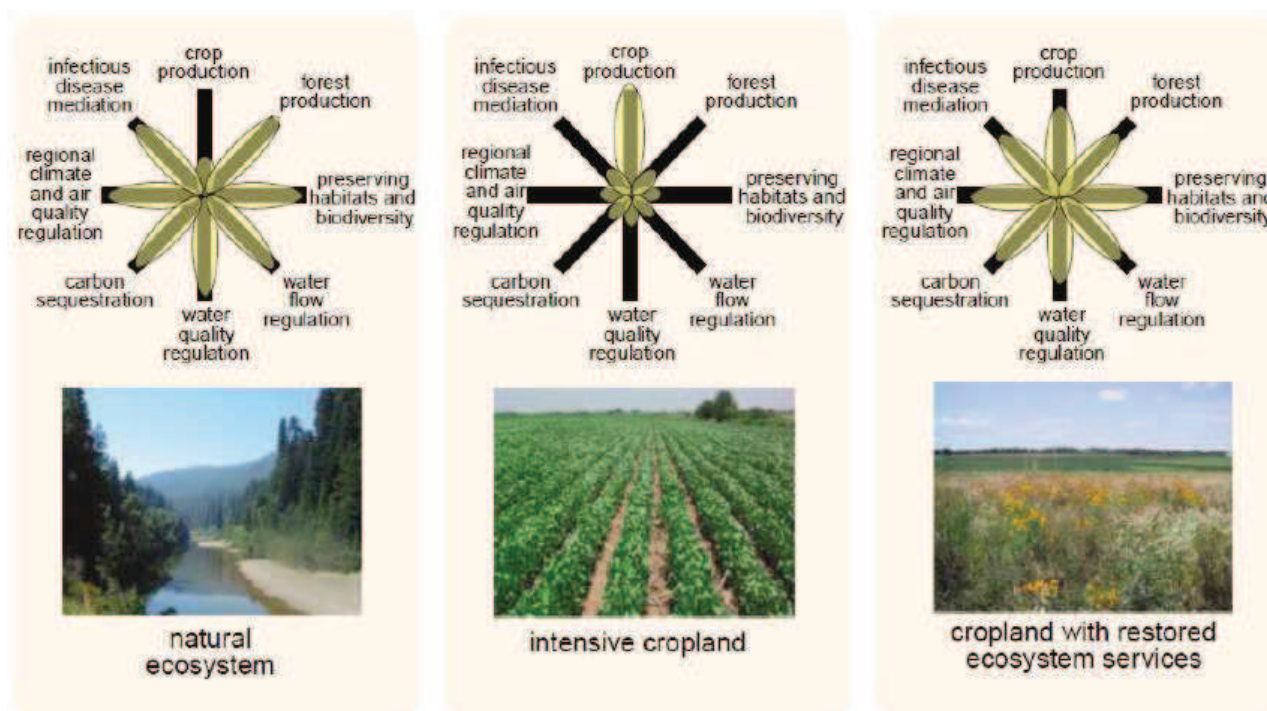


Figure 92 : Cadre conceptuel permettant de comparer les services écosystémiques fournis par trois types de paysages. Un écosystème naturel est apte à fournir de nombreux services mais ne produit pas de denrées agricoles. Un agrosystème intensif produit des denrées en quantités importantes, mais à court terme, aux dépens des autres services et sous réserves d'un grand nombre d'intrants de toute sorte (e.g. pesticides, apports de pollinisateurs voire pollinisation manuelle...). L'extensification des systèmes agricoles permet de concilier la production et le maintien des autres services sur le long terme. Tiré de Foley *et al.* 2005.

XVI.7.3. Outils règlementaires

Plusieurs outils règlementaires permettent d'encourager la mise en place de réseau de zones favorables à la biodiversité ou l'augmentation des surfaces agricoles gérées de manière plus extensives.

Par exemple les mesures agro-environnementales ou MAE sont des dispositifs destinés à soutenir et promouvoir des pratiques agricoles respectueuses de l'environnement. Elles font partie du deuxième pilier de la PAC (Politique Agricole Commune) et sont apparues avec la PAC 2007-2013 (<http://agriculture.gouv.fr/Les-mesures-agroenvironnementales,19574>). Même si en France aucune MAE n'est proposée avec pour objectif premier la préservation des abeilles, d'autres MAE présentent un intérêt pour les pollinisateurs via la protection des milieux ou d'autres taxons, la diminution des intrants ou la promotion d'aménagements visant à fournir localement des ressources abondantes, en fleurs notamment.

La Trame verte et bleue est une mesure phare du Grenelle de l'Environnement qui porte l'ambition d'enrayer le déclin de la biodiversité au travers de la préservation et de la

restauration des continuités écologiques. Elle constitue un outil d'aménagement du territoire qui vise à (re)constituer un réseau écologique cohérent, à l'échelle du territoire national, pour permettre aux espèces animales et végétales, de circuler, de s'alimenter, de se reproduire, de se reposer... En d'autres termes, d'assurer leur survie, et permettre aux écosystèmes de continuer à rendre à l'homme leurs services. Les continuités écologiques correspondent à l'ensemble des zones vitales (réservoirs de biodiversité) et des éléments (corridors écologiques) qui permettent à une population d'espèces de circuler et d'accéder aux zones vitales. La Trame verte et bleue est ainsi constituée des réservoirs de biodiversité et des corridors qui les relient (<http://www.developpement-durable.gouv.fr/-La-Trame-verte-et-bleue,1034-.html>).

Le PNA (Plan National d'Action) « insectes pollinisateurs sauvages », validé par le Ministère en charge de l'Environnement, est un outil stratégique visant à maintenir et restaurer les espèces d'insectes pollinisateurs jugées en état de conservation défavorable mais aussi les communautés qu'ils constituent. Il présente un état des lieux des connaissances à partir desquelles est proposée une stratégie de conservation, décliné en action faisant chacune l'objet d'une fiche descriptive. Par exemple, l'axe 2 de ce PNA (gestion, conservation et protection) a pour objectif d'articuler en faveurs des insectes pollinisateurs sauvages les politiques et les pratiques agricoles, d'aménagements du territoire, forestières, de conservation de la nature et de réaliser une ou plusieurs études pour confirmer ou infirmer la concurrence potentielle entre abeilles domestiques et abeilles sauvages.

Enfin l'existence d'une liste rouge des abeilles au niveau Européen (Nieto *et al.* 2014) devrait faciliter la mise en place de mesures permettant leur conservation.

Le « mot » de la fin...

En conservant une diversité importante d'habitats semi-naturels, gérés de manière à favoriser la biodiversité, et en encourageant une agriculture plus diversifiée et moins intensive, les populations d'abeilles, et l'ensemble de la faune et la flore qui profitent de ces mêmes habitats ainsi que les services écosystémiques qui en dépendent, seront maintenus durablement.

Bibliographie

A

- Aebi, A., Neumann, P., 2011. Endosymbionts and honey bee colony losses? *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 494.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey-bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications*, **4**, 378-392.
- Alford, D.V., Nilsson, C., and Ulber, B., 2003. Insect pests of oilseed rape crops. Biocontrol of oilseed rape pests. D. V. Alford, Ed., 9–41. *Blackwell Science*, Oxford, UK.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P., A., et al., 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, **12**, 8-17.
- Anderson, M. J., Willis, T. J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, **84**, 511-525.
- Arthur, A.D., Li, J., Henry, S., Cunningham, S.A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed *Brassica* fields in an Australian temperate landscape. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 406-414.
- Ashman, T.L., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan, M.T., Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, **85**, 2408–2421.
- Askew, R. R., 1980. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls. *Journal of Animal Ecology*, **49**, 817-829.
- Ayasse, M., Paxton, R.J., Tengo, J., 2001. Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, **46**, 31-78.

B

- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., Bouget, C., 2014. Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, **4**, 370-380.
- Baltzinger, M., 2011. Pollination services are not sensitive to forest edge proximity at a local scale. Poster, Alternet Summer School "Biodiversity and Ecosystem Services: An Interdisciplinary Perspective", 7-16 September 2011, Peyresq, France
- Balvanera, P., and al., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, **9**, 1146–1156.
- Banks, J. E.; Hannon, L.; Hanson, P.; et al. 2013. Effects of proximity to forest habitat on hymenoptera diversity in a Costa Rican coffee agroecosystem. *Pan-Pacific Entomologist*, **89**, 60-68.
- Barbaro, L., Couzi, L., Bretagnolle, V., Nezan, J., Vetillard, F., 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity Conservation*, **17**, 1073-1087.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Hart, J., and al., 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, **486**, 52-58.
- Bartomeus, I., Winfree, R., 2011. The Circe principle: Are pollinators waylaid by attractive habitats? *Current Biology*, **21**, 652-654.

- Bartomeus, I., Park, M., Gibbs, J., Danforth, B., Lasko, A., Winfree, R., 2013, Biodiversity ensures plant–pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters*, **16**, 1331–1338.
- Bedford, S.E., Usher, M.B., 1994. Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **48**, 295–305.
- Beil, M., Horn, H., Schwabe, A., 2008. Analysis of pollen loads in a wild bee community (Hymenoptera: Apidae) – a method for elucidating habitat use and foraging distances. *Apidologie*, **39**, 456–467.
- Bhar, R., Fahrig, L., 1998. Local vs. landscape effects of woody field borders as barriers to crop pest movement. *Ecology and Society*, **2** IS - 2.
- Bhattacharya, M., Primack, R.B., Gerwein, J.J., 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation*, **109**, 37–45.
- Bianchi, F., Van Wingerden, W., Griffioen, A.J., Van Der Veen, M., Van der Straten, M., Wegman, R., Meeuwsen, H., 2005. Landscape factors affecting the control of *mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprout. *Agriculture Ecosystems and Environment* **107**, 145–150.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences* **273**, 1715–1727.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P.M., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., Kunin, W. E., 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–354.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., et al., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 141–150.
- Bjerknes, A. L., Totland, O., Hegland, S. J. and Nielsen, A., 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation*, **138**, 1–12.
- Blanche, K. R., Ludwig, J. A., Cunningham S.A., 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of applied ecology*, **43**, 1182–1187.
- Blanche, R., Cunningham, S.A., 2005. Rain forest provides pollinating beetles for atemoya crops. *Journal of Economic Entomology*, **98**, 1193–1201.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tscharntke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture Ecosystems and Environment*. **146**, 34–43.
- Bluthgen, N., Klein, A.M., 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*. **12**, 282–291
- Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Poyry, J., Roberts, S.P.M., Steffan-Dewenter, I., Ockinger, E., 2010. Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences* **277**, 2075–2082.
- Bommarco, R., Marini, L., Vaissiere, B. E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, **4**, 1025–1032..
- Brain, P., Landsberg, J.J., 1981. Pollination, Initial fruit set and fruit drop in apples: Analysis using mathematical models. *Journal of Horticultural Science*, **56**, 41–54.
- Brandle, J.R., Hodges, L., Zhou, X.H., 2004. Windbreaks in North American Agricultural Systems. *Agroforestry Systems*, **61**, 65–78.

Brault, A.M., de Oliveira, D., 1995. Seed number and an asymmetry index of “MacIntosh” apples. *Hortscience*, **30**, 44-46.

Breeze, T. D., Bailey, A. P., Balcombe, K. G., Potts, S. G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture Ecosystems and Environment*, **142**, 137-143.

Breeze, T.D., Vaissière, B.E., Bommarco, R., Petanidou, T., Seraphides, N., et al. 2014. Agricultural Policies Exacerbate Honeybee Pollination Service Supply-Demand Mismatches Across Europe. *PLoS ONE*, **9**(1): e82996.

Brittain, C., Potts, S. G., 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 321-331.

Brittain, C., Kremen, C., Klein, A.M., 2013a. Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Global Change Biology*, **19**, 540–547.

Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., Klein, A.M., 2013b. Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences*, **280**, 1754.

Brosi, B. J., 2009. The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (*Hymenoptera: Apidae: Euglossini*). *Biological Conservation*. **142**, 414-423.

Brosi, B. J., Armsworth, P. R., Daily, G. C., 2008. Optimal design of agricultural landscapes for pollination services. *Conservation Letters*, **1**, 27-36.

Brosi, B. J., Daily, G. C., Shih, T.M., Oviedo, F., and Durán, G., 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 773–783.

Brosi, B.J., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2007. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, **17**, 418-430.

Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., Oviedo, F., Duran, G. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 773-783.

Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Van Stien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, et al., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164–1168.

Butler, C.G., 1965. Sex attraction in *Andrena flavipes* Panzer (*Hymenoptera : Apidae*), with some observations on nest-site restriction. *Proceeding of the Royal Entomological Society of London, Serie A General Entomology*, **40**, 77-80.

C

Calabuig, I., 2000. *Solitary bees and bumble bees in a Danish agricultural landscape*. PhD Thesis, University of Copenhagen, Zoological Institute, Denmark.

Cane, J.H., 1983. Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees (*Hymenoptera*, Apoidea). *Animal Behaviour*, **31**, 138-144.

Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, et al., 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee biodiversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **133**, 40-47.

Carreck, N., Williams, I., 1998. The economic value of bees in the UK. *Bee world*. **79**, 115-123

Carvalho, L. G., Seymour, C. L., Veldtman, R., Nicolson, S. W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 810-820.

Carvalho, L.G., Kunin, W.E., Keil, P., Aguirre-Gutierrez, J., Ellis, W.N., Fox, R., et al. 2013 Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecology Letters*, **16**, 870–878.

- Carvalho, L. G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G. B., Pirk, C. W. W., Donaldson, J. S. and Nicolson, S. W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters*, **14**, 251–259.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Nowakowski, M., 2004. The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. *Biological Conservation*, **118**, 327–339.
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R. F., Preston, C. D., Goulson, D., 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation*, **132**, 481–489.
- Chacoff, N. P., Aizen, M. A., 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 18–27.
- Chacoff, N.P., Aizen, M.A., Aschero, V., 2008. Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences*, **275**, 907–913.
- Chagnon, M., Ingras, J., de Oliveira, D., 1993. Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *Journal of Economic Entomology*, **86**, 416–420.
- Chansigaud, J., 1972. Répartition des vols d'abeilles sauvages dans quelques vergers de la région parisienne au cours des années 1969 et 1970. *Apidologie*, **3**, 126–273.
- Chansigaud, J., 1975. Etude du comportement d'*Andrena carantonica* Perez au cours de la floraison des pommiers de la variété Golden Delicious. *Apidologie*, **6**, 341–359.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, **14**, 922–932.
- Christmann, S., Aw-Hassan, A. A., 2012. Farming with alternative pollinators (FAP)—An overlooked win-win-strategy for climate change adaptation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **161**, 161–164.
- Colding, J., 2007. 'Ecological land-use complementation' for building resilience in urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning*, **81**, 46–55.
- Costamagna, A.C., Menalled, F.D., Landis, D.D.A., 2004. Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 347–355.
- Costanza, R., D'Arge, R. and Groot, R., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.
- Cranmer, L., McCollin, D. and Ollerton, J., 2012. Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*, **121**: 562–568.

D

- Decaens, T., Porco, D., Rougerie, R., Brown, G.G., James, S.W., 2013. Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Applied Soil Ecology*, **65**, 35–42.
- De Marco, P., Coelho, F.M., 2004. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures pollination and production. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1245–1255.
- De Snoo, G.R., Van der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **73**, 1–6.
- Delbrassine, S., et Rasmont, P., 1988. Contribution à l'étude de la pollinisation du colza *Brassica napus* L ; var *oleifera* (Moench) Delile en Belgique. *Bulletin de Recherche Agronomique de Gembloux*, **23**, 123–152.
- Delettre, Y.R., Morvan, N., Trehen, P., Grootaert, P., 1998. Local biodiversity and multi-habitat use in empidoid flies (Insecta: Diptera Empidoidea). *Biodiversity Conservation*, **7**, 9–25.

- Den Belder, E., Elderson, J., Van Den Brink, W.J., Schelling, G., 2002. Effect of woodlots on thrips density in leek fields: a landscape analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **91**, 139-145.
- Denys, C., and Tscharntke, T., 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia*, **130**, 315–324.
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L.P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.L., Alaux, C., 2013. Influence of Pollen Nutrition on Honey Bee Health: Do Pollen Quality and Diversity Matter? *PLoS ONE*, **8**, e72016.
- Diekötter, T., Walther-Hellwig, K., Frankl, R., 2001. Verbreitung, lokale Häufigkeit und Gefährdung der Mooshummele (*Bombus muscorum*) und Waldhummele (*Bombus sylvarum*) im Amöneburger Becken. *Jahrbuch Naturschutz in Hessen*, **6**, 92–99.
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters V., Jauker, F., 2010. Oilseed rape crops distort plant–pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 209-214.
- Downey, R.K., Pawlowski, S.H., Mc Ansh, J., 1970. - In Mesquida and Renard 1981.
- Drapela, T., Moser, D., Zaller, J.G., Frank, T., 2008. Spider assemblages in winter oilseed rape affected by landscape and site factors. *Ecography*, **31**, 254-262.
- Droege, S., Tepedino, V.J., Lebuhn, G., Link, W., Minckley, R.L., Chen, Q., Conrad, C., 2010. Spatial patterns of bee captures in North American bowl trapping surveys. *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 15-23.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I., Jakob, S., 1990. Population-movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation*, **54**, 193-207.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345-366.
- Dulaurent A.M., Porté A.J., Halder I. van, Vétillard F., Menassieu P., Jactel H., 2011. A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1069–1076.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169-175.
- Dyer, A.G., Rosa, M.G., Reser, D.H., 2008. Honeybees can recognise images of complex natural scenes for use as potential landmarks. *Journal of Experimental Biology*, **211**, 1180.

E

- Ehrlich, P. and H. Mooney. 1983. Extinction, substitution, and ecosystem services. *Bioscience*, **33**, 248-254.
- Eickwort, G.C., Ginsberg, H.S., 1980. Foraging and mating – behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology*, **25**, 421-446.
- Eilers, E.J., Klein, A-M., 2009. Landscape context and management effects on an important insect pest and its natural enemies in almond. *Biological Control*, **51**, 388-394.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Beck, D.A, 2002a. Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control*, **24**, 214-220.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Michels, G.J., Giles, K.L., 2002b. Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, **31**, 253-260.
- Ellis, J.D. and Munn, P.A., 2005. The worldwide health status of honey bees. *Bee World*, **86**, 88–101.

Eltz T., 2006. Tracing pollinator footprints on natural flowers. *Journal of Chemical Ecology*, **32**, 907–915.

Ewers, R. M., Bartlam, S., Didham, R. K., 2013. Altered species interactions at forest edges: contrasting edge effects on bumble bees and their phoretic mite loads in temperate forest remnants. *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 598–606.

Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**, 117–142.

F

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. and Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, **14**, 101–112.

Farwig, N., Bailey, D., Bochud, E., Herrmann, J.D., Kindler, E., Reusser, N., Schuepp, C., Schmidt-Entling, M.H., 2009. Isolation from forest reduces pollination, seed predation and insect scavenging in Swiss farmland. *Landscape ecology*, **24**, 919–927.

Fichet, V., 2011. Milieux ouverts forestiers, lisières et biodiversité, de la théorie à la pratique. Publication du Département de l'Etude du Milieu Naturel et Agricole (Gembloux). Série « Faune – Flore-Habitats ». n°7. Pp 182.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.L., Ramankutty, N., Snyder, P.K. 2005. Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570–574.

Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. and Loreau, M., 2006. Functional diversity of plant pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, **4**, e1.

Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschardt, T., 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, **94**, 2042–2054

Fründ, J., Linsenmair, K. E. and Blüthgen, N., 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, **119**, 1581–1590.

Fuller, R.J., Hinsley, S.A., Swetnam, R.D., 2004. The relevance of non-farmland habitats, uncropped areas and habitat diversity to the conservation of farmland birds. *Ibis*, **146**, 22–31.

G

Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68**, 810–821.

Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Di Fonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E., Heimpel, G.E., 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, **19**, 143–154.

Gardner, T. A., Barlow, J., Navjot, S., Peres, C. A., 2010. Multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation*, **143**, 2293–2300.

Garibaldi, L.A., et al., 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, **14**, 1062–1072.

Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, **339**, 1608–1611.

- Gathmann, A., Tscharntke, T., 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 757-764.
- Geiger, F., Waeckers, F.L., Bianchi, F. J. J. A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *Biocontrol*, **54**, 529-535.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PLoS ONE*, **8**, e63421.
- Ghazoul, J., 2005. 'Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis', *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 367-373.
- Gonzalez-Varo, J.P., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Potts, S.G., Schweiger, O., et al. 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution*. **28**. 524–530.
- Goulson, D., 2010. Impacts of non-native bumblebees in Western Europe and North America. *Applied Entomology and Zoology*, **45**, 7–12.
- Goulson, D. and Darvill, B., 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees: are rare species more specialized in their choice of flowers ? *Apidologie*, **35**, 55-63.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S. and Knight, M.E., 2005. Causes of rarity in bumblebees. *Biological conservation*, **122**, 1-8.
- Goulson, D., Lye, G.C. and Darvill, B., 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, **53**, 191–208.
- Greenleaf, S. S., Kremen, C., 2006a. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, **133**, 81-87.
- Greenleaf, S. S., Kremen, C., 2006b. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **103**, 13890-13895.
- Greenleaf, S. S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589-596.
- Gurevitch, J., Hedges, L.V., 2001. Meta-analysis. Design and Analysis of Ecological Experiments, 2nd Edn. *Oxford University Press, New York*, 347–369.

H

- Hannon, L. E., Sisk, T. D., 2009. Hedgerows in an agri-natural landscape: potential habitat value for native bees. *Biological Conservation*, **142**, 2140-2154.
- Hawkins, B.A., Lawton, J.H., 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, **326**, 788-790.
- Hawkins, R.P., 1965. Factors affecting the yield of seed produced by different varieties of red clover. *Journal of Agricultural Science*, **65**, 245-253.
- Heard, M. S., Carvell, C., Carreck, N. L., Rothery, P., Osborne, J. L. and Bourke, A. F. G., 2007. Landscape context not patch size determines bumble-bee density on flower mixtures sown for agri-environment schemes. *Biological Letters*, **3**, 638–641.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., Totland., 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology letters*, **12**, 184–95.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., et al., 2007. How landscape structure, landuse intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44**, 340-351.

- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., et al. 2012a. A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees. *Science*, **6079**, 348-350.
- Henry, M., Froeichen, M., Maillet-Mezeray, J., Breyne, E., Allier, F., Odoux, J.-F., Decourtye, A., 2012. Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecological Modelling*, **225**, 103-114.
- Herrmann, F., Westphal, C., Moritz, R. F.A., Steffan-Dewenter, I., 2007. Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bee (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes. *Molecular Ecology*, **16**, 1167-1178.
- Hoehn, P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2010. Relative contribution of agroforestry, rainforest and openland to local and regional bee diversity. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2189-2200.
- Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I., 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2283-2291.
- Holland, J., Fahrig, L., 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **78**, 115-122.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., 2011. Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **278**, 3444-3451.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., 2013. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*. **172**, 477-484.
- Holzschuh, A., Dudenhoffer, J.H., Tscharntke, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biological Conservation*, **153**, 101-107.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Klein, D. and Tscharntke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 41-49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. *Ecological Applications*, **19**, 123-132.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 491-500.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
- Hudewenz, A., Klein, A.M., 2013. Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 1275-1283
- Hudewenz, A., Pufal, G., Bogeholz, A.L., Klein, A.M., 2013. Cross-pollination benefits differ among oilseed rape varieties. *Journal of Agriculture Science*. In Press.
- Huth, N. I., Robertson, M. J., Poulton, P. L., Perry, L. , 2010. Regional differences in tree-crop competition due to soil, climate and management. *Crop Pasture Science*, **61**, 763-770.

I

- Inoue, M., Takashi, T.M., Yokohama, J., Satoki, S., 2010. Is *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) a stronger competitor against native Japanese species? A comparison of foraging efficiency. *Applied Entomology and Zoology*, **45**, 71-75.

Isaia, M., Bona, F., Badino, G.G., 2006. Influence of landscape diversity and agricultural practices on spider assemblage in Italian vineyards of Langa Astigiana (northwest Italy). *Environmental Entomology Environ. Entomol.* **35**, 297-307.

Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., Van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, **477**, 199-202.

J

Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C., Steffan-Dewenter, I., 2012. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology* **14**, 81-87.

Javorek, S.K., Mackenzie, K.E., Vander Kloet, S.P., 2002. Comparative Pollination Effectiveness Among Bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: Vaccinium angustifolium). *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, **95**, 345-351.

Julier, H.E., Roulston, T.H., 2009. Wild bee abundance and pollination service in cultivated pumpkins: farm management, nesting behavior and landscape effects. *Journal of Economic Entomology*, **102**, 563-573.

K

Kamler, F., Jas, S., 2003. Nectar production of selected winter rape cultivars. *Journal of Apicultural Science*, **47**, 119-125.

Kearns, C. A., Inouye, D., Waser, N.M. (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **29**, 83-112.

Keller, S. and Häni, F., 2000. Ansprüche von Nützlingen und Schädlingen an den Lebensraum. In "Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft: Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder" (Nentwig W., Ed.). *Verlag. Agrarökologie*, 199-217. Bern, Hannover.

Kendall, D.A., 1973. Viability and compatibility of pollen on insects visiting apple blossom. *Journal of Applied Ecology*, **10**, 847-853.

Kennedy, C., Lonsdorf, E., Neel, M., Williams, N., Ricketts, T., Winfree, R., Bommarco, R., et al., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, **16**, 584-599.

Keulemans, J., Brusselle, A., Eyssen, R., Vercammen, J., van Daele, G., 1996. Fruit weight in apples as influenced by seed number and pollinizer. *Acta Horticulturae*, **423**, 201-210.

Kim, J., Williams, N., Kremen, C., 2006. Effects of cultivation and proximity to natural habitat on ground-nesting native bees in California sunflower fields. *Journal Of The Kansas Entomological Society*, **79**, 309-320.

Kleijn, D., Snoeiijing, G., 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of applied ecology*, **34**, 1413-1425.

Kleijn, D., Van Langevelde, F., 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 201-214.

Klein, A.M., 2009. Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1838-1845.

Klein, A.M., Brittain, C., Hendrix, S.D., Thorp, R., Williams, N., Kremen, C., 2012. Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 723-732.

- Klein, A.M., Steffan-dewenter, I., Tscharntke, T., 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the royal society*, **270**, 955-961.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2006. Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* **75**, 315-323.
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences*, **274**, 303-313.
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, A., Goulson, D., 2005. An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, **14**, 1811-1820.
- Koltowski, Z., 2007. Degree of utilization of potential sugar yield of a rapeseed plantation by insects in rest of rapeseed honey yield in an apiary. *Journal of Apicultural Science*, **51**, 67-78.
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijal, J., Krol, W., Solarz, W. and Plonka, P., 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx*, **41**(1), 79-88.
- Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecology and Society* **17**, 40.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., *et al.*, 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, **10**, 299-314.
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P., Thorp, R.W., 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, **7**, 1109-1119.
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, **99**, 16812-16816.
- Krewenka, K.M., Holzschuh, A., Tscharntke, T., Dormann, C.F., 2011. Landscape elements as potential barriers and corridors for bees, wasps and parasitoids. *Biological conservation*, **144**, 1816-1825.
- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K., Frankl, R.R., 2004. Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation*, **116**, 111-118.
- Kron, P., Husband, B.C., Kean, P.G., 2001. Across- and along-row dispersal in high-density apple orchards: Insights from allozyme markers. *Journal of horticultural Science and biotechnology*, **76**, 286-294.

L

- Lander, T.A., Bebbler, D.P., Choy, C.T.L., Harris S.A., Boshier, D.H., 2011. The Circe Principle Explains How Resource-Rich Land Can Waylay Pollinators in Fragmented Landscapes. *Current Biology*, **21**, 1302-1307.
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., Dormann, C.F., 2012. Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS ONE*, **7**, e35954.
- Lavandero, B.I., Wratten, S.D., Didham, R.K., Gurr, G., 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A double-edged sword ? *Basic and Applied Ecology*, **7**, 236-243.

- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **89**, 23–40.
- Le Féon, V. 2010. Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1. 257 pp.
- Le Feon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B. E., Baudry, J., 2011. Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **166**, 94-101.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettire, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., *et al.* 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **137**, 143–150.
- Lees, D.C., Kawahara, A.Y., Rougerie, R., Ohshima, I., Kawakita, A., Bouteleux, O., Lopez-Vaamonde, C., 2014. DNA barcoding reveals a largely unknown fauna of Gracillariidae leaf mining moths in The Neotropics. *Molecular Ecology Resources*, **14**, 286-296.
- Lentini, P. E., Martin, T. G., Gibbons, P., Fischer, J., Cunningham, S. A., 2012. Supporting wild pollinators in a temperate agricultural landscape: Maintaining mosaics of natural features and production. *Biological Conservation*, **149**, 84-92.
- Leong, J.M., Thorp, R.W., 1999. Colour-coded sampling: the pan trap colour preferences of oligolectic and nonoligolectic bees associated with a vernal pool plant. *Ecological Entomology*, **24**, 329-335.
- Lerin, J., 1982. Effects of pollination on rape in a cage experiment. *Agronomie*, **2** (3), 249-255.
- Letourneau, D.K., Bothwell, S.G., Stireman, J.O., 2012. Perennial habitat fragments, parasitoid diversity and parasitism in ephemeral crops. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 1405-1416.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 573-592.
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T.H., Winfree, R., Williams, N.M., Greenleaf, S.S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Annals of Botany*, **103**, 1589–1600.
- Lye, G.C., Park, K., Osborne, J., Holland, J., Goulson, D., 2009. Assessing the value of Rural Stewardship schemes for providing foraging resources and nesting habitat for bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae). *Biological Conservation*, **142**, 2023-2032.

M

- Mac Arthur, R.H., and Pianka, E.R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, **100**, 603–609.
- Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., Achterberg, K., Memmott, J., 2011. Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences*, **278**, 3387-3394.
- Macfadyen, S., Muller, W., 2013. Edges in agricultural landscapes: Species interactions and movement of natural enemies. *Plos One*, **8**, e59659.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., Kremen, C., 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications*, **22**, 1535-1546.

- Marini, L., Quaranta, M., Fontana, P., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., 2012. Landscape context and elevation affect pollinator communities in intensive apple orchards. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 681–689.
- Marino, P.C., Landis, D.A., 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications*, **6**, 276–284.
- Marino, P.C., Landis, D.A., Hawkins, B.A., 2006. Conserving parasitoid assemblages of North American pest Lepidoptera: Does biological control by native parasitoids depend on landscape complexity. *Biological Control*, **37**, 173–185.
- Marshall, E. J. P., 2004. Agricultural landscapes: Field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement*, **12**, 365–404.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **89**, 5–21.
- Mayer, C., Adler, L., Armbruster, W.S., Dafni, A., Eardley, C., Kevan, P.G., et al. 2011. Pollination Ecology in the 21 st Century : key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, **3**, 8–23.
- Mayfield, M.M., 2005. The importance of nearby forest to known and potential pollinators of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.; Areceaceae) in southern Costa Rica. *Economic Botany*, **59**, 190–196.
- MEEDDM (Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de la Mer). 2010, The Green and Blue Infrastructure in mainland France, Challenges and experiences.
- MEEUS, J.H.A., 1993. The Transformation Of Agricultural Landscapes In Western-Europe. *Science Of The Total Environment*, **129**(1-2), 171–190.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M. and Price, M. V., 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology letters*, **10**, 710–7.
- Menalled, F.D., Costamagna, A.C., Marino, P.C., Landis, D.A., 2003. Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **96**, 29–35.
- Menalled, F.D., Marino, P.C., Gage, S.H., Landis, D.A., 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications*, **9**, 634–641.
- Mesquida, J., Renard, M., 1982. Etude de la dispersion du pollen par le vent et de l'importance de la pollinisation anémophile chez le colza (*Brassica napus* L., var. *Oleifera* Metzger). *Apidologie*, **13**, 353–366.
- Mesquida, J., Renard, M., 1981. Pollination of male-fertile and male-sterile winter rapeseed (*Brassica-napus* L var *Oleifera* Metzger) by the honey bee (*Apis-mellifica* L) – Effects on phenology and yield. *Apidologie*, **12**, 345–362.
- Michener, C.D. 1974. The social behavior of the bees: a comparative study. 2nd ed. Harvard University Press (Belknap Press), Cambridge (MA), p 404.
- Michener, C.D., 2007. The Bees of the World, second ed. *The Johns Hopkins University Press*, Baltimore, p953.
- Michez, D., and Patiny, S., 2005. World revision of the oil-collecting bee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae) with a description of a new species from Laos. *Annales de la Société entomologique de France*, **41** (1): 25pp.
- Miguet, P., Gaucherel, C., Bretagnolle, V., 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling*, **266**, 10–18.

- Miyashita, T., Chishiki, Y., Takagi, S.R., 2012. Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population Ecology*, **54**, 573-581.
- Molnar, T., Magura, T., Tothmeresz, B., Elek, Z., 2001. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology*, **37**, 297-300.
- Morales, C. L. and Traveset, A., 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters*, **12**, 716–728.
- Morandin, L. A., Winston, M. L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, **15**, 871-881.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., 2006. Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **116**, 289-292.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., Abbott, V.A., Franklin, M.T. 2007. Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas? *Basic and Applied Ecology*, **8**, 117-124.
- Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., Dorn, S., 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships, *Biological Conservation*, **130**, 604–615.
- Mueller, T., Selva, N., Pugaciewicz, E., Prins, E., 2009. Scale-sensitive landscape complementation determines habitat suitability for a territorial generalist. *Ecography*, **32**, 345–353.

N

- Neame, L.A., Griswold, T., Elle, E. 2012. Pollinator nesting guilds respond differently to urban habitat fragmentation in an oak-savannah ecosystem. *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 57–66.
- Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Vaissière, B.E., *et al.*, 2011. Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. *Ecological Research*, **26**, 969–983.
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., Criado, M.G., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., *et al.*, 2014. European Red List of Bees. Publications Office of the European Union. DOI:10.2779/77003.

O

- O'Toole, C. and A. Raw. 1991. Bees of the World. Blandford, London, 192 pp. Natural Research Council (2006) Status of Pollinators in North America, National Academic Press.
- Oberg, S., Ekbom, B., Bommarco, R.R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **122**, 211-219.
- Odoux, J.F., Feuillet, D., Aupinel, P., Loublier, Y., Tasei, J.N., Mateescu, C., 2012b. Territorial biodiversity and consequences on physic-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie*, **43**, 561–575.
- Oleszczuk, M., Ulikowska, M., Kujawa, K., 2010. Effect of distance from forest edge on the distribution and diversity of spider webs in adjacent maize field. *Polish Journal of Ecology*, **58**, 759-768.
- Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W. S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N. M., Totland, T., Goulson, D., Alarcón, R., Stout, J. C., Tarrant, S., 2012. Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann, 2011. *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 141-142.
- Olson, D.M., Ruberson, J.R., Andow, D.A., 2012. Effects on stink bugs of field edges adjacent to woodland. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **156**, 94-98.

Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F., 2004. Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **103**, 473-479.

P

Packer, L., Gixti, J., Roughley, R., Hanner, R., 2009. The status of taxonomy in Canada and the impact of DNA barcoding. *Canadian Journal of Zoology*, **87**, 1097-1110.

Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J.T., Herren, H.R., Gepts, P., 2008. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, **105**, 13456–13461.

Patiny, S., Rasmont, P. and Michez, D., 2009. A survey and review of the status of wild bees in the West-Palaeartic region. *Apidologie*, **40**, 313–331.

Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A., Nicol, H.I., 2010. Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost–distance approach. *Biological control*, **52**, 263-270.

Peterson, J.H., Roitberg, B.D. 2006. Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 589-596.

Polasky, S., Nelson, E., Camm, J., Csuti, B., Fackler, P., Lonsdorf, E., Montgomery, C., White, D., Arthur, J., Garber-Yonts, B., Haight, R., Kagan, J., Starfield, A., Tobalske, C., 2008. Where to put things? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns. *Biological Conservation*, **141**, 1505–1524.

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W. E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 345-353.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, **84**, 2628–2642.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P. 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, **30**, 78–85.

Potts, S.G., Willmer, P.G., 1997 Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection in *Halictus rubicundus*, a ground nesting halictine bee, *Ecological Entomology*, **22**, 319–328.

Priess, J.A., Mimler, M., Klein, A.M., Schwarze, S., Tschardtke, T., Steffan-Dewanter, I., 2007. Linking deforestation scenarios to pollination services and economic returns in coffee agroforestry systems. *Ecological Applications*, **17**, 407-417.

R

R Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A., Newstrom-Lloyd, L. E., Walker, M. K., Teulon, D. A.J. and Edwards, W., 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1080–1087.

Rand, T.A., Tschardtke, T., 2007. Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, **116**, 1353-1362.

Rasmont, P., 2006. La régression massive des espèces d'abeilles sauvages et de bourdons d'Europe : un effet de la perturbation mondiale du cycle de l'azote. Compte rendu du colloque à St-Léons-du- Lévézou le 6 X 2006.

- Rasmont, P., Ebmer, A., Banaszak, J., Van Der Zanden, G. 1995. Hymenoptera Apoidea Gallica – Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. Bulletin de la Société Entomologique de France, Vol. 100 (Hors Série), pp. 1-98.
- Rasmont, P., A. Pauly, M., Terzo, S., Patiny, D., Michez, S., Iserbyt, Y., Barbier and Haubruge, E., 2005. The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. FAO, Roma, 1-18.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y., and Haubruge, E., 2006. The survey of wild bees in Belgium and France. *Status of the world's pollinator* 1-18. Rome: Food and Agriculture Organisation of the United Nations,
- Reeves, R.B., Greene, J.K., Reay-Jones, F.P.F., Toews, M.D., Gerard, P.D., 2010. Effects of adjacent habitat on populations of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae) in cotton as part of a variable agricultural landscape in South Carolina. *Environmental Entomology*, **39**, 1420-1427.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Feuillet, D., Henry, M., Aupinel, P., Decourtye, A., Bretagnolle, V., 2012. Dynamique temporelle de la sélection alimentaire chez l'abeille domestiques (*Apis mellifera* L.) en paysage agricole, in: Abeilles et systèmes agricoles de grandes cultures: Polinov étudie les interactions pour concevoir des systèmes de cultures innovants. Presented at the Colloque de restitution du projet Polinov, ACTA, Poitiers (86), France, p. 36.
- Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Michener, C.D., 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 12579-12582.
- Ricketts, T., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S., Klein, A., Mayfield, M., Morandin, L., Ochieng, A., Viana, B., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, **11**, 499-515.
- Ricketts, T.H., 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology*, **18**, 1262-1271.
- Riedinger, V., Renner, M., Rundlof, M., Steffan-Dewenter, I., Holzschuh, A. 2014. Early mass-flowering crops mitigate pollinator dilution in late-flowering crops. *Landscape ecology*. **29**, 425-435.
- Robert, Y., Brunel, E., Malet, P., Bautrais, P., 1976. Distribution spatiale des pucerons ailés et de diptères dans une parcelle de bocage, en fonction des modifications climatiques provoquées par les haies. In INRA, CNRS, ENSAT and Rennes U.D. (eds): *Les Bocages, Histoires, Economie, Ecologie*, 427-435.
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157-176.
- Rollin, O., 2013. Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif. Thèse de doctorat de l'Université d'Avignon. 183 pp.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., Henry, M., 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **179**, 76-86.
- Romey, W.L., Ascher, J.S., Powell, D.A., Yanek, M., 2007. Impacts of logging on midsummer diversity of native bees (Apoidea) in a northern hardwood forest. *Journal Of The Kansas Entomological Society*, **80**, 327-338.
- Roulston, T. H., Goodell, K., 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology*, **56**, 293-312.
- Roulston, T.H., Smith, S.A., Brewster, A.L., 2007. A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **80**, 179-181.

Roume, A., Deconchat, M., Raison, L., Balent, G., Ouin, A., 2011. Edge effects on ground beetles at the woodlot-field interface are short-range and asymmetrical. *Agricultural and Forest Entomology*, **13**, 395-403.

Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H.G., 2008. Interacting effects of farming practice and landscape context on bumblebees. *Biological Conservation*, **141**, 417–426.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J., 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a review. *Advances in Agronomy*, **109**, 219-259.

S

Sabbahi, R., De Oliveira, D., Marceau, J., 2006. Does the honeybee (*Hymenoptera* : *Apidae*) reduce the blooming period of canola? *Journal of Agronomy and Crop Science*, **192**, 233-237.

Sabbahi, R., De Oliveira, D., Marceau, J., 2005. Influence of honey bee (*Hymenoptera*: *Apidae*) density on the production of canola (*Crucifera* : *Brassicaceae*). *Journal of Economic Entomology*, **98**, 367-372.

Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (*Diptera* : *Syrphidae*). *European Journal of Entomology*, **102**, 539-545.

Saunders, M.E., Luck, G.W., Mayfield, M.M., 2013. Almond orchards with living ground cover host more wild insect pollinators. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 1011-1025.

Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S. G., Rundlof, M., Smith, H. G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss - a meta-analysis. *Ecology Letters*, **16**, 912-920.

Schindler, M., Peters, B., 2011. Mason bees *Osmia bicornis* and *Osmia cornuta* as suitable orchard pollinators ? *ERWERBS-OBSTBAU*. **52**, 111-116.

Schmidt, J.O., Thoenes, S.C., 1992. Criteria for nest site selection in honey-bees (*Hymenoptera*: *Apidae*) – preference between pheromone attractants and cavity shapes, *Environnemental Entomoly*, **21**, 1130–1133

Schuepp, C., Rittiner, S., Entling, M.H. 2012. High Bee and Wasp Diversity in a Heterogeneous Tropical Farming System Compared to Protected Forest. *PLOS ONE* , **7**, e52109.

Schüepp, C., Herrmann, J.D., Herzog, F., Schmidt-Entling, M.H., 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia*, **165**, 713-721.

Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: demand and supply of pollination in the European Union. *Ecological Indicators*, **36**, 131–141.

Scott, V.L., 1994. Phenology and trap selection of three species of *Hylaeus* (*Hymenoptera*, *Colletidae*) in upper Michigan, *Gt. Lakes Entomoly*, **27**, 39–47.

Sedivy, C., Müller, A., and Dorn, S., 2011. Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, **25**, 718-725.

Sheffield, C.S., Westby, S. M., Smith, R.F., and Kevan, P.G., 2008. Potential of bigleaf lupine for building and sustaining *Osmia lignaria* populations for pollination of apple. *The Canadian Entomologist*, **140**(5), 589-599.

- Sheffield, C.S., Kevan, P.G., Pindar, A., Packer, L., 2013. Bee (*Hymenoptera: Apoidea*) diversity within apple orchards and old fields habitats in the Annapolis Valley, Nova Scotia, Canada. *The Canadian Entomologist*, **145**, 94–114.
- Shuler, R.E., Roulston, T.H., Farris, G.E. 2005. Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *Journal of Economical Entomology*, **98**, 790-795.
- Snyder, W. E., Snyder, G. B., Finke, D. L., Straub, C. S., 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters*, **9**, 789–796.
- Sobek, S., Tschardtke, T., Scherber, C., Schiele, S., Steffan-Dewenter, I., 2009. Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology and Management*, **258**, 609-615.
- Sousa, E.H., Matos, M.C., Almeida, R.S., Teodoro, A.V., 2011. Forest fragments' contribution to the natural biological control of *spodoptera frugiperda* smith (lepidoptera: noctuidae) in Maize. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **54**, 755-760.
- Stanley, D. A., Gunning, D., Stout, J. C., 2013. Pollinators and pollination of oilseed rape crops (*Brassica napus* L.) in Ireland: ecological and economic incentives for pollinator conservation. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 1181–1189.
- Stanley, D. A., Stout, J. C., 2013. Quantifying the impacts of bioenergy crops on pollinating insect abundance and diversity: a field-scale evaluation reveals taxon-specific responses. *Journal Of Applied Ecology*, **50**(2), 335-344.
- Steffan-Dewenter, I., 2003a. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows, *Conservation Biology*, **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., 2003b. Seed set of male-sterile and male-fertile oilseed rape (*Brassica napus*) in relation to pollinator density. *Apidologie*, **34**, 225-235.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Burger, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G., Packer, L., 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 651-652.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, **121**, 432-440
- Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 737-741.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., De Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, **63**, 337-365.
- Stout, J.C., Goulson, D., 2001. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal Behaviour*, **62**, 183–189.
- Stutz, S., Entling, M. H., Martin H., 2011. Effects of the landscape context on aphid-ant-predator interactions on cherry trees. *Biological Control*, **57**, 37-43.
- Sudmeyer, R.A., Speijers, J., 2007. Influence of windbreak orientation, shade and rainfall interception on wheat and lupin growth in the absence of below-ground competition. *Agroforestry System*, **71**, 201-214.
- Summerville, K.S., 2004. Do smaller forest fragments contain a greater abundance of lepidopteran crop and forage consumers. *Environmental Entomology*, **2**, 234-241.

T

- Taki, H., Kevan, P. G., Ascher, J. S., 2007. Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecology*, **22**, 1575-1587.
- Taki, H., Okabe, K., Yamaura, Y., Matsuura, T., Sueyoshi, M., Makino, S., Maeto, K., 2010. Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*Apis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 594-602.
- Tasei, J.N., Pesson, E.D., Louveaux, J., 1984. Forage and protein-yielding legumes. *Pollinisation et production vegetales*, p261-308.
- Tasei, J-N., Aupinel P., 2008. Nutritive value of 15 single pollens and pollen mixes tested on larvae produced by bumblebee workers (*Bombus terrestris*, Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, **39**, (4), 397-409.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**, 571-573.
- Tengo, J., 1979. Odor-released behavior in *Andrena* male bees (Apoidea, Hymenoptera). *Scandinavian University Press*, **7**, 15-48.
- Tengo, J., Bergstrom, G., 1977. Cleptoparasitism and odor mimetism in bees – do *Nomada* males imitate odor of *Andrena* females? *Science*, **196**, 1117-1119.
- Tenhumberg, B., Poehling, H.M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **52**, 39-43.
- Terzo, M., Rasmont, P., Clé des genres d'apoïdes d'Europe occidentale. p23.
- Terzo, M., Rasmont, P., 2007. Abeilles sauvages, bourdons et autres insectes pollinisateurs. Les Livrets de l'Agriculture, 14, DGA, Ministère de la Région Wallonne, Namur, 64 pp.
- Thomas, S.R., Noordhuis, R., Holland, J.M., Goulson, D., 2002. Botanical diversity of beetle banks: Effects of age and comparison with conventional arable field margins in southern UK. *Agriculture Ecosystem and Environnement*, **93**, 403–412.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S., Vidan S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, **43**, 294-309.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005a. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity, Ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857-874.
- Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J.J.A., 2005b. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales of Zoologicci Fennici*, **42**, 421-432.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., et al., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. **87**, 661-685.
- Tsonkova, P., Boehm, C., Quinkenstein, A., Freese, D., 2012. Ecological benefits provided by alley cropping systems for production of woody biomass in the temperate region: a review. *Agroforestry Systems*, **85**, 133-152.
- Tuell J. K., Ascher, J.S. and Isaacs, R., 2009. Wild bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) of the Michigan Highbush blueberry agroecosystem. *Annals of the Entomological Society of America*, **102**(2), 275-287

Tuell, J.K., Isaacs, R., 2010. Weather during bloom affects pollination and yield of highbush blueberry. *Journal of Economic Entomology*, **103**, 557–562.

V

Vaissière, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., 2011. Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use. Rome, ITA : FAO.

Valantin-Morison, M., Meynard, J.M., Doré, T., 2007. Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Crop protection*, **26**, 1108-1120.

Van Geert, A., Van Rossum, F., Triest, L., 2010. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology*, **98**, 178–187.

Van Nouhuys, S., 2005. Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoologici Fennici*, **42**, 433-447.

Vanbergen Adam J 2013. and the Insect Pollinators Initiative. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 251-259.

Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathelet, B., Wattiez, R., Michez, D., 2014. How Does Pollen Chemistry Impact Development and Feeding Behaviour of Polylectic Bees? *PLOS ONE* **9**(1): e86209.

vanEngelsdorp, D., Evans, J. D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B. K., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y. P., Underwood, R., Tarpy, D. R., Pettis, J. S., 2009. Colony Collapse Disorder: A Descriptive Study. *Plos One*, **4**, e6481.

vanEngelsdorp, D., and Meixner, M.D., 2010. A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. *Journal of invertebrate pathology*, **103** Suppl , S80–95.

vanEngelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R.M., Pettis, J., 2008. A Survey of Honey Bee Colony Losses in the U.S., *PLOS ONE*, **3**(12): e4071.

Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S.P., Burel, F.O., Meynard, J.-M., Baudry, J., 2013. The cropping systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture Ecosystems and Environment*, **166**, 3–14.

Vereecken, N., Michez, D., Mahé, G., 2007. Une nouvelle lettre de contact pour les hyménoptéristes apidologues francophones. *Osmia*, **1**, 1-2.

Vergara, C.H., Badano, E.I., 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **129**, 117-123.

Vicens, N., Bosch, J., 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology*, **29**, 413–420.

W

Waters, J., O'Connor, S., Park, K.J., Goulson, D., 2011. Testing a detection dog to locate bumblebee colonies and estimate nest density. *Apidologie*, **2**, 200-205.

Watson, J.C., Wolf, A.T., Ascher, J.S., 2011. Forested landscapes promote richness and abundance of native bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) in Wisconsin apple orchards. *Environmental Entomology*, **40**, 621-632.

- Westerkamp, C., Gottsberger, G., 2000. Diversity pays in crop pollination. *Crop Science*, **40** (5), 1209–1222.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carre, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S. G., Roberts, S., Szentgyorgyi, H., Tscheulin, T., Vaissiere, B. E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J. C., Kunin, W. E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., 2008. Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, **78**, 653-671.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* **6**, 961-965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T. 2006a. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia*, **149**, 289-300.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2009. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 187-193.
- Westrich, P., 1996. *Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats*. In: Matheson, A., Buchmann, S.L., O'Toole, C., Westrich, P., Williams, I.H. (Eds.), *The Conservation of Bees*. Academic Press, London UK, 1–16.
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., Lopez-Urbe, M.M., Holland, R., et al. 2010 Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. *PLoS ONE* 5(5): e10738
- Williams, N. M., Crone, E. E., Roulston, T. H., Minckley, R. L., Packer, L., Potts, S. G., 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, **143**, 2280–2291.
- Williams, N. M., Kremen, C., 2007. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape, *Ecological Applications*, **17**, 910-921.
- Williams, N.M., Regetz, J., Kremen, C., 2012. Landscape scale resources promote colony growth but not reproductive performance of bumble bees. *Ecology*, **93**, 1049–1058.
- Wilson, C.M. and W.H. Matthews (eds.). 1970. Man's impact on the global environment: report of the study of critical environmental problems (SCEP). Cambridge, MA: MIT Press.
- Winfree, R., 2013. Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and Applied Ecology*, **14**, 453-460.
- Winfree, R., Griswold, T., Kremen, C., 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, **21**, 213-223.
- Winfree, R., Kremen, C., 2009. Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **276**, 229–237.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., Kremen, C., 2007. Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters*, **10**, 1105-1113.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C., 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 793-802.
- Wittmann, D., Klein, D., Schindler, M., Sieg, V., Blanke, M., 2005. Do orchards provide sufficient forage and nesting sites for native bees? *Erwerbsobstbau*, **47**, 27-36.
- Whitehorn, P.R., O'Connor, S., Wackers, F.L., Goulson, D., 2012. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*. **336**, 351–352.

Whitehorn, P.R., Tinsley, M.C., Brown, M.J.F., Goulson, D., 2013. Investigating the impact of deploying commercial *Bombus terrestris* for crop pollination on pathogen dynamics in wild bumble bees. *Journal of Apicultural Research*, **52**, 149-157.

Y

Yarrow, M. M. and Marin, V. H., 2007. Toward conceptual cohesiveness: A historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems*, **10**, 462-476.

Z

Zaller, J., Moser, D., Drapela, T., Frank, T., 2009. Ground-dwelling predators can affect within-field pest insect emergence in winter oilseed rape fields. *Biocontrol*, **54**, 247-253.

Zerck, P.L., 2013. Adaptation comportementale au polylectisme chez les abeilles (Hymenoptera, Apoidea). Mémoire de fin d'Études. Université de Mons. Laboratoire de zoologie. p 83.

Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S. M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, **64**, 253-260.

Zulian, G., Maes, J. and Paracchini, M. L., 2013. Linking Land Cover Data and Crop Yields for Mapping and Assessment of Pollination. Services in Europe, *Land*, **2**(3), 472-492.

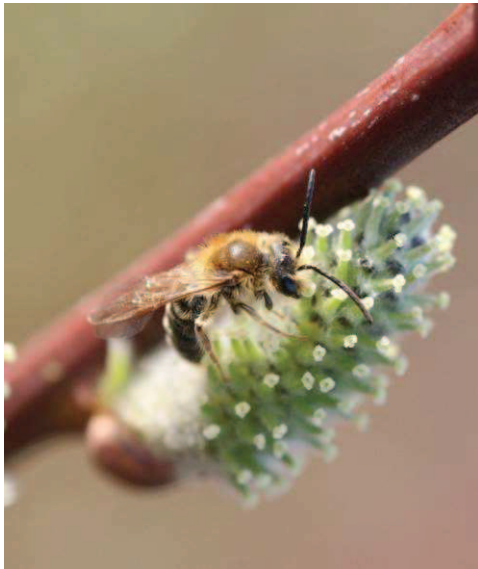
Zurbuchen, A., Bachofen, C., Müller, Si A., Hein, I., Dorn, S., 2010a. Are landscape structures insurmountable barriers for foraging bees? A mark-recapture study with two solitary pollen specialist species. *Apidologie*, **41**, 497-508.

Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Muller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010b. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 674-681.

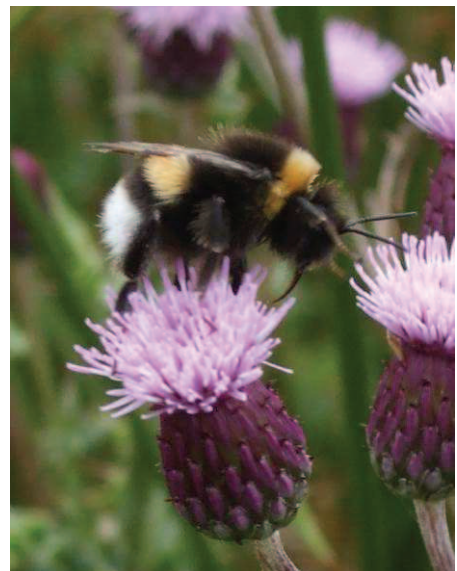
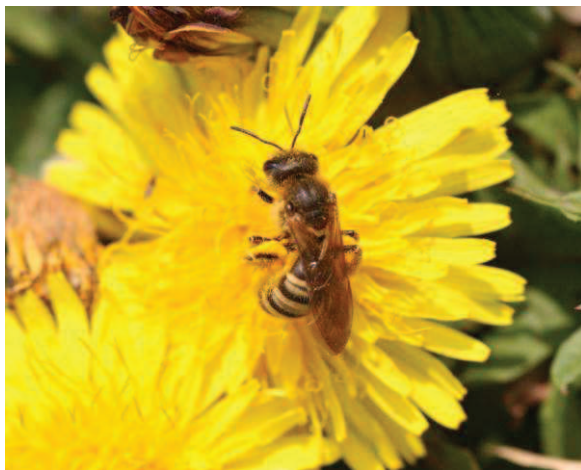
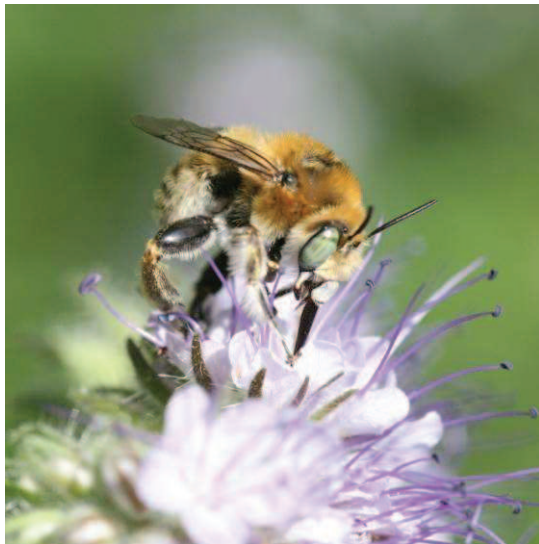
Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Muller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010c. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, **143**, 669-676.

Annexes

Annexe 1 : Photographies

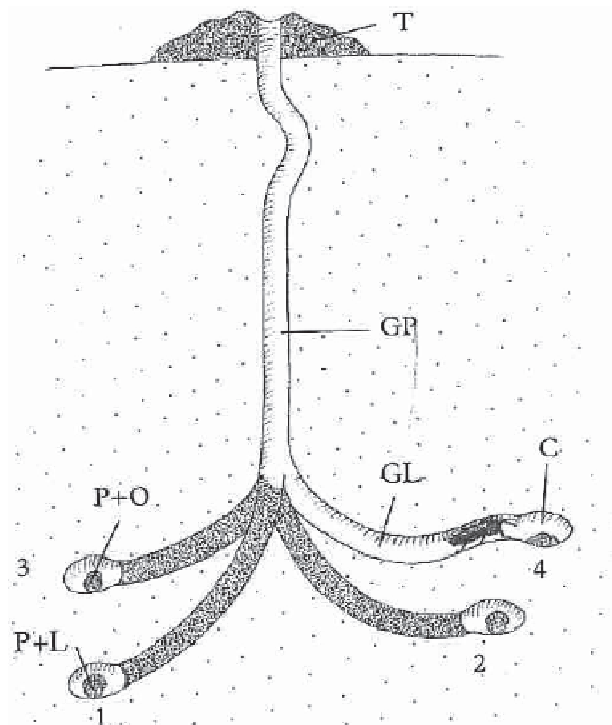


De haut en bas, de gauche à droite : *Andrena haemorrhoa* mâle, *Andrena haemorrhoa* femelle, *Nomada* sp., *Osmia* sp. mâle, *Hylaeus* sp., *Anthidium* sp. (photos : trois 1ères, B. Nusilllard ; trois suivantes, S. Bailey)

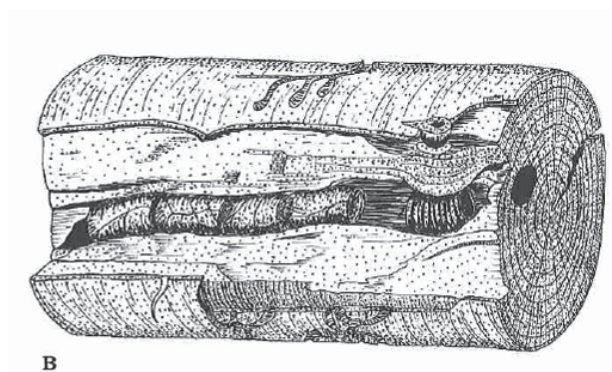


De haut en bas, de gauche à droite : *Anthophora* sp mâle, *Anthophora plumipes* femelle, *Halictus scabiosae* femelle, *Halictus* sp. mâle, *Lasioglossum* sp., *Bombus* sp. (photos : 1ère, B. Nusillard ; suivantes, S. Bailey)

Exemple nid terricole :



Exemple nid cavicole :



De haut en bas, de gauche à droite : schéma nid d'*Andrena*, trous de sortie d'abeilles terricoles regroupées en bourgade, *Andrena* sp à la sortie de son nid ; Schéma nid de *Megachile*, trou de sortie du nid d'un *Xylocopa violaceae* (schémas tirés de Michener 2007, photos : S. Bailey).

Annexe 2 : La pollinisation, un service écosystémique

1. Notion, définitions des services écosystémiques en général

La notion de service écosystémique (« ecosystem services ») est considérée comme l'unité d'analyse de l'interface entre système écologique et social.

L'idée que la société humaine bénéficie de son environnement n'est certainement pas nouvelle et doit remonter à plusieurs millénaires mais le concept moderne de « services environnementaux » (Wilson et Matthews 1970) ou de « services écosystémiques » (Ehrlich et Mooney 1983) date des années 70 et 80. Il devait permettre de sensibiliser les gens au fait que les atteintes portées à notre environnement altèrent les fonctions écologiques sur lesquelles la vie humaine repose. Le concept a réellement pris son essor dans les années 90 avec les publications de Daily (1997) et de Costanza *et al.* (1997) qui ont fait beaucoup couler d'encre puisque la seconde est citée 4534 fois dans le Web of Science (au 23 mars 2014). Les réflexions soulevées par ces travaux ont conduit à la définition la plus répandue du concept de services écosystémique énoncée par le MEA (Millenium Ecosystem Assessment, 2003) : « Ecosystem services are the benefits people obtain from ecosystems ». Dans le MEA, les services écosystémiques sont classés selon une approche fonctionnelle en 4 catégories:

- Services d'approvisionnement qui sont directement exploitables par l'homme comme le bois ou l'eau douce.
- Services de régulation qui permettent le maintien du bon fonctionnement des écosystèmes et la régulation des processus écologiques comme le contrôle de l'érosion ou le maintien de la qualité de l'air
- Services culturels qui sont les bénéfices non matériels obtenus à partir des écosystèmes comme la valeur esthétique ou récréative d'un paysage
- Services d'« entretien » ou de « soutien » qui permettent la réalisation de tous les précédents comme la photosynthèse ou l'ensemble des cycles biogéochimiques.

Les écosystèmes agricoles sont avant tout gérés pour fournir les services d'approvisionnement en nourriture, fibre ou énergie. Pour cela ils dépendent de beaucoup de services de soutien et de régulation. Cependant, ils reçoivent aussi une quantité importante de dis-services qui

réduisent leur productivité et augmentent les coûts de production (figure 93) (Zhang *et al.* 2007). Les flux de ces services et dis-services sont dépendants de la manière dont sont gérés à l'échelle locale et paysagère ces écosystèmes.

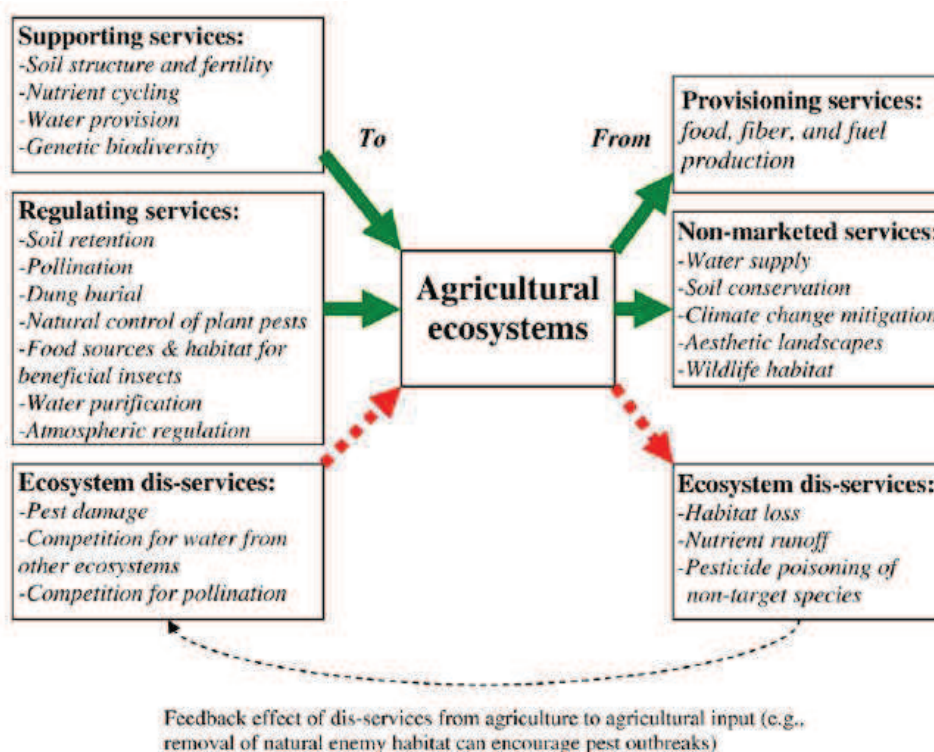


Figure 93 : Services positifs et négatifs (dis-services) rendus à l'agriculture (à gauche) et produits par l'agriculture (à droite). Les flèches en rouges indiquent un impact négatif et celles en vert un impact positif (Zhang *et al.* 2007).

2. La pollinisation

Ce service est probablement l'un des services rendu à l'agriculture les plus étudiés. Il fait partie des services de régulation au sens du MEA et est identifié comme l'un des 15 services écosystémiques actuellement menacés. Ce service ne rend pas de services directs à l'Homme comme les services d'approvisionnement, il n'est pas « consommable », mais c'est lui qui permet d'assurer la reproduction des plantes sauvages et cultivées par conséquent indirectement la production de graines, fruits ou fibres utiles à l'Homme ou aux animaux domestiques.

La pollinisation est le processus de transport d'un grain de pollen depuis les étamines (organe mâle) jusqu'au stigmate (organe femelle) soit par autofécondation soit par fécondation croisée

où l'intervention d'un agent extérieur est nécessaire. Cet agent peut être un animal, le vent ou l'eau.

Dans cette thèse nous nous intéressons uniquement à la pollinisation animale, réalisée par les abeilles. Elles sont considérées comme les principaux pollinisateurs assurant la reproduction de plus de 80% des espèces mondiales de plantes à fleurs (Allen-Wardell *et al.* 1998, Ollerton *et al.* 2011).

Annexe 3 : Cartes de répartition des sites d'étude

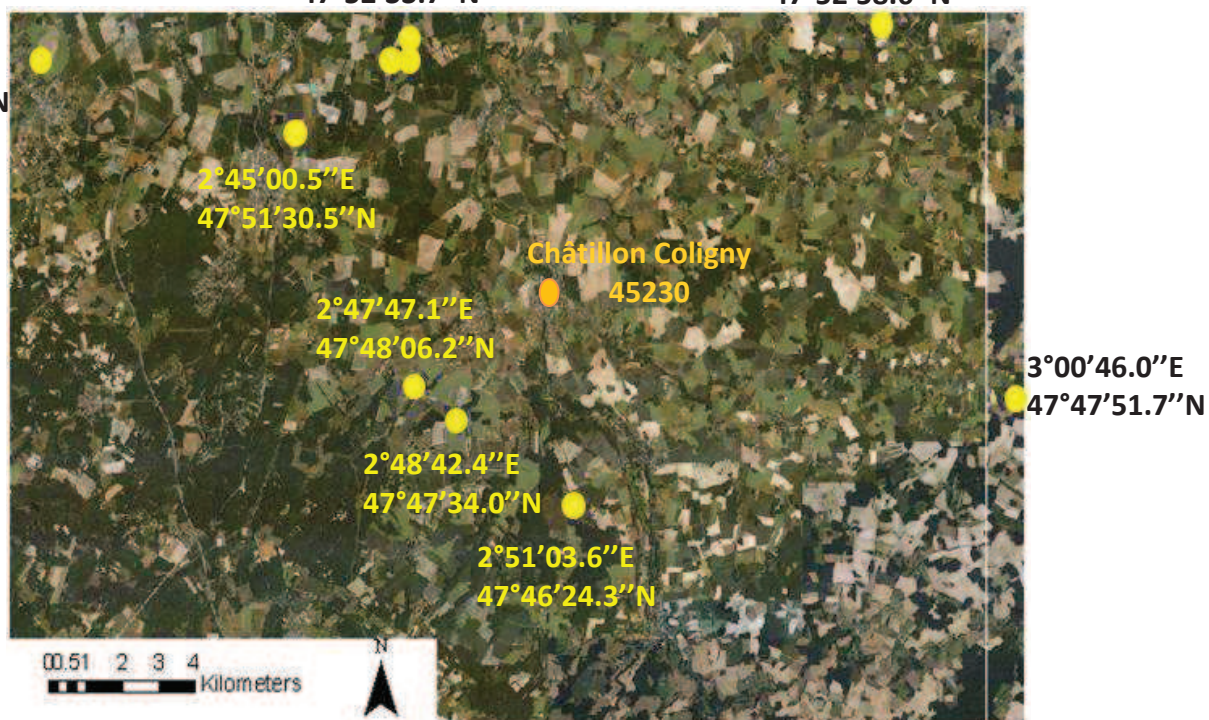
Légende : rond jaune = parcelle colza; rond rose = parcelle verger ; rond vert= parcelle RTE ; rond orange = commune de repérage

Colza (45) 2011 :

2°47'22.7"E
47°52'33.7"N

2°57'59.5"E
47°52'58.6"N

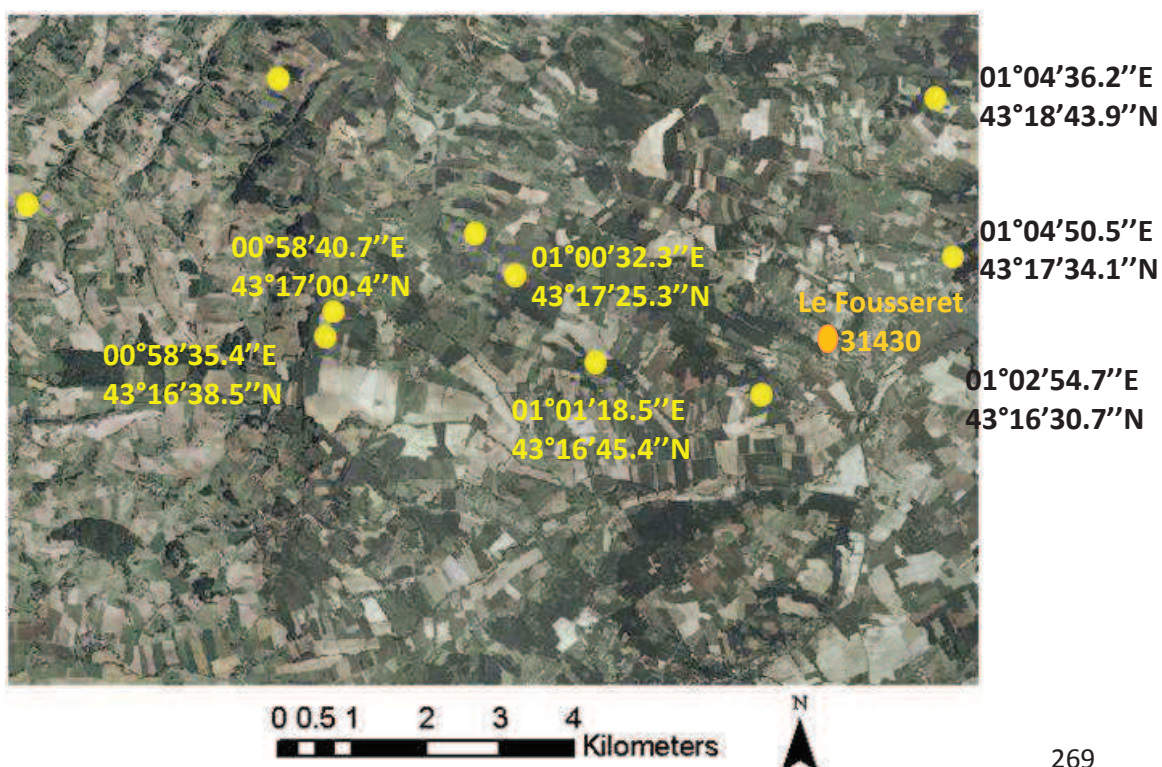
2°39'33.3"E
47°52'29.8"N



Colza (31) 2011 :

0°58'02.0"E 01°00'09.0"E
43°18'46.4"N 43°17'38.5"N

0°55'28.8"E
43°17'49.8"N

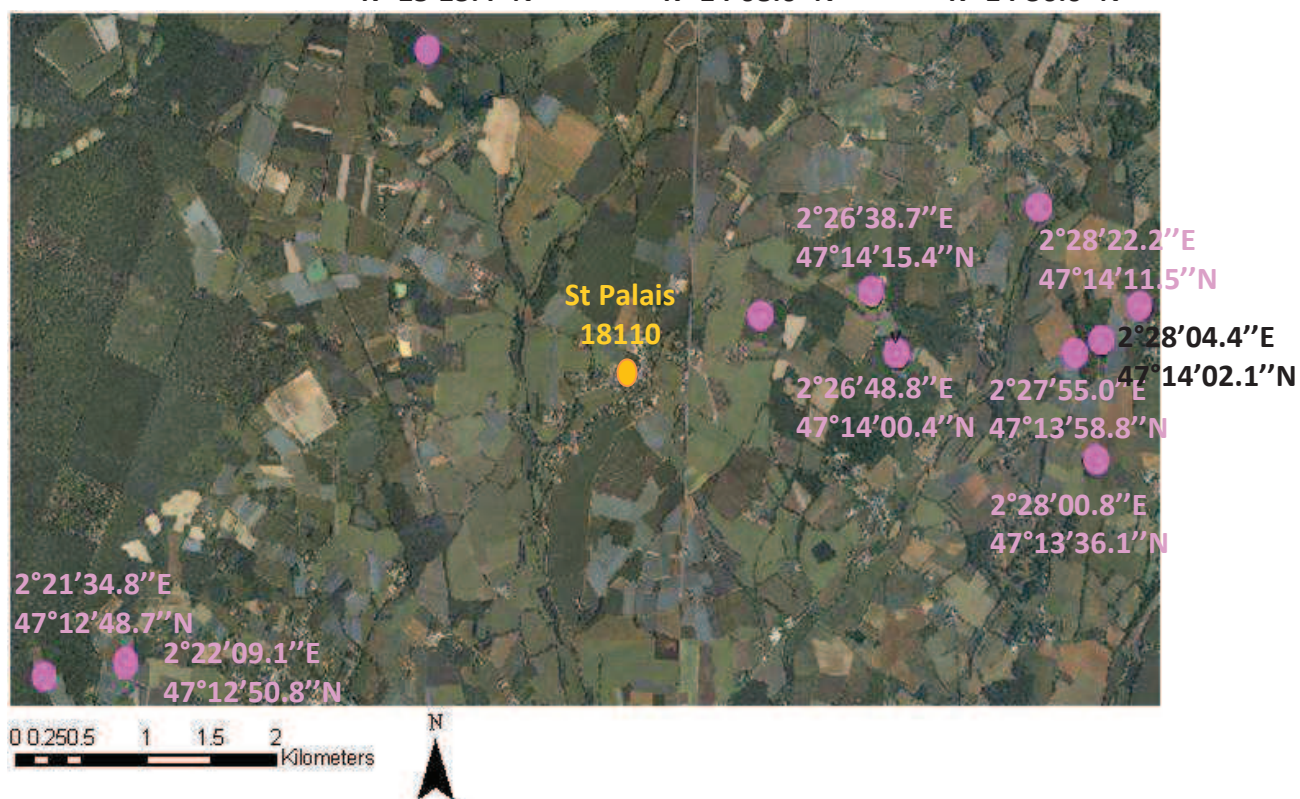


Verger (18) 2011 :

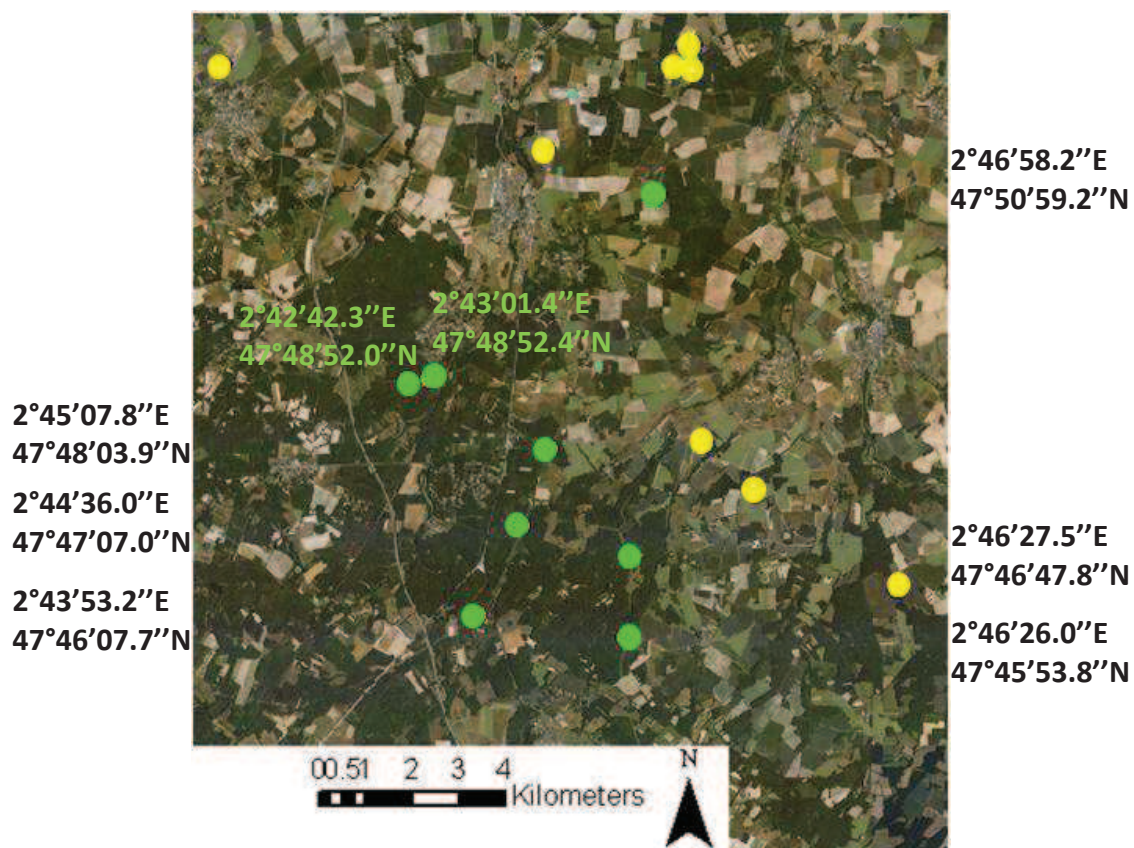
2°23'53.6"E
47°15'13.4"N

2°25'58.9"E
47°14'08.0"N

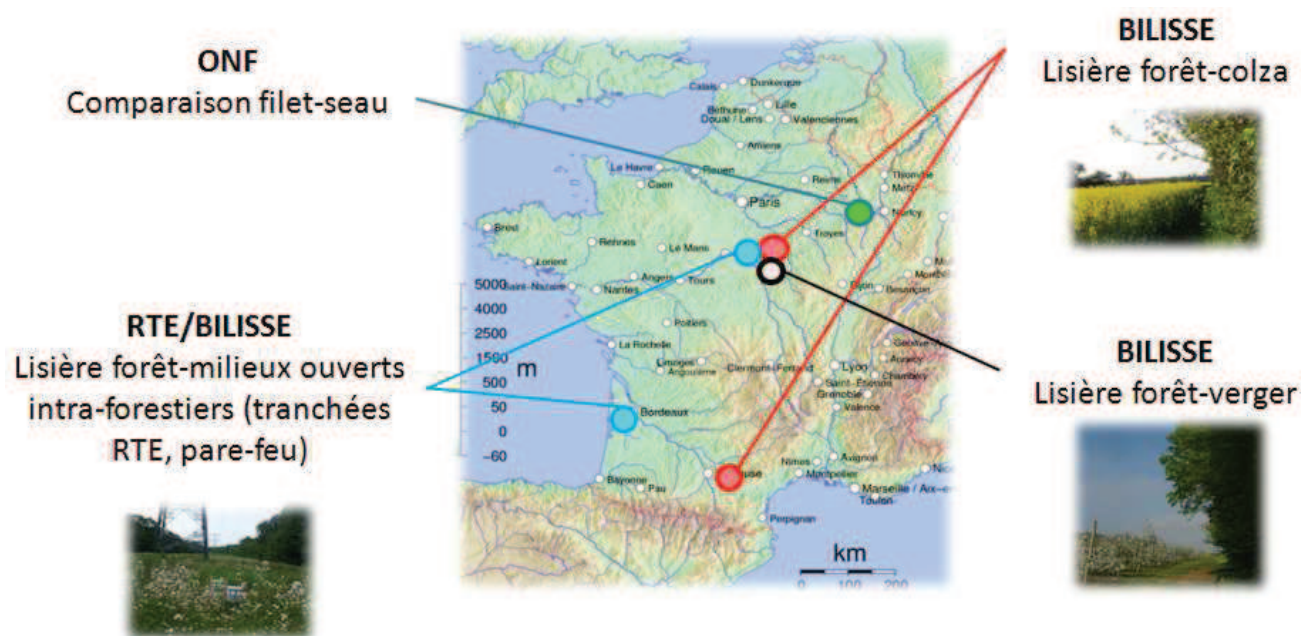
2°27'41.6"E
47°14'36.0"N



Colza et tranchées RTE (45) 2011 :



Annexe 4 : Ensemble des travaux auxquels nous avons participé pendant ces trois années et investissement de l'équipe Irstea Nogent



Investissement de l'équipe Irstea Nogent:

- Bilisse colza (Centre, 45) : repérage des parcelles, pose des pièges, relevés, tri et montage des échantillons, pré-identification, saisie
- Bilisse colza (Sud, 31) : tri et montage des échantillons, pré-identification, saisie
- Bilisse verger (Centre, 18) : repérage des parcelles, pose des pièges, relevés, tri et montage des échantillons, pré-identification, saisie
- Tranchées RTE (Centre, 45) : repérage des parcelles, pose des pièges, relevés, tri et montage des échantillons, pré-identification, saisie
- Bilisse dunes littorales et parefeux (Ouest, 33) : tri et montage des échantillons, pré-identification, saisie
- Projet ONF : Confection d'un protocole pour comparer deux méthodes de capture, le filet et les seaux colorés : tri et montage des échantillons

Annexe 5 : Liste des taxons contactés pendant cette thèse

Genre	espèce	abondance
<i>Andrena</i>	<i>agilissima</i>	13
<i>Andrena</i>	<i>alutacea</i>	6
<i>Andrena</i>	<i>angustior</i>	513
<i>Andrena</i>	<i>apicata</i>	25
<i>Andrena</i>	<i>bicolor</i>	527
<i>Andrena</i>	<i>bicolorata</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>bifusata</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>bimaculata</i>	26
<i>Andrena</i>	<i>bucephala</i>	589
<i>Andrena</i>	<i>carantonica</i>	390
<i>Andrena</i>	<i>chrysopyga</i>	7
<i>Andrena</i>	<i>chrysosceles</i>	123
<i>Andrena</i>	<i>cineraria</i>	1177
<i>Andrena</i>	<i>clarkella</i>	8
<i>Andrena</i>	<i>combinata</i>	3
<i>Andrena</i>	<i>decipiens</i>	5
<i>Andrena</i>	<i>distinguenda</i>	5
<i>Andrena</i>	<i>dorsalis</i>	2
<i>Andrena</i>	<i>dorsata</i>	260
<i>Andrena</i>	<i>ferox</i>	52
<i>Andrena</i>	<i>flavipes</i>	1486
<i>Andrena</i>	<i>florea</i>	7
<i>Andrena</i>	<i>fucata</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>fulva</i>	529
<i>Andrena</i>	<i>fulvago</i>	8
<i>Andrena</i>	<i>fulvata</i>	1023
<i>Andrena</i>	<i>gravida</i>	132
<i>Andrena</i>	<i>haemorrhoea</i>	4718
<i>Andrena</i>	<i>helvola</i>	849
<i>Andrena</i>	<i>humilis</i>	4
<i>Andrena</i>	<i>impunctata</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>lagopus</i>	21
<i>Andrena</i>	<i>lathyri</i>	5
<i>Andrena</i>	<i>livens</i>	3
<i>Andrena</i>	<i>S.g Micrandrena</i>	700
<i>Andrena</i>	<i>minutula</i>	63
<i>Andrena</i>	<i>mitis</i>	13
<i>Andrena</i>	<i>nigroaenea</i>	501
<i>Andrena</i>	<i>nigroolivacea</i>	17
<i>Andrena</i>	<i>nitida</i>	579
<i>Andrena</i>	<i>nitidula</i>	23
<i>Andrena</i>	<i>ovatulata</i>	20
<i>Andrena</i>	<i>pallitarsis</i>	1

Genre	espèce	abondance
<i>Andrena</i>	<i>pandellei</i>	30
<i>Andrena</i>	<i>pilipes</i>	14
<i>Andrena</i>	<i>praecox</i>	25
<i>Andrena</i>	<i>propinqua</i>	2
<i>Andrena</i>	<i>pusilla</i>	4
<i>Andrena</i>	<i>rhenana</i>	7
<i>Andrena</i>	<i>rosae</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>rufula</i>	110
<i>Andrena</i>	<i>similis</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>sp</i>	34
<i>Andrena</i>	<i>spinigera</i>	17
<i>Andrena</i>	<i>stragulata</i>	3
<i>Andrena</i>	<i>strohmella</i>	83
<i>Andrena</i>	<i>synadelpha</i>	13
<i>Andrena</i>	<i>trimmerana</i>	45
<i>Andrena</i>	<i>vaga</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>varians</i>	8
<i>Andrena</i>	<i>ventralis</i>	1
<i>Andrena</i>	<i>ventricosa</i>	2
<i>Andrena</i>	<i>wilkella</i>	6
<i>Anthidiellum</i>	<i>sp</i>	1
<i>Anthophora</i>	<i>fucata</i>	1
<i>Anthophora</i>	<i>plagiata</i>	1
<i>Anthophora</i>	<i>plumipes</i>	162
<i>Anthophora</i>	<i>retusa</i>	30
<i>Apis</i>	<i>mellifera</i>	1636
<i>Bombus</i>	<i>hortorum</i>	125
<i>Bombus</i>	<i>hypnorum</i>	19
<i>Bombus</i>	<i>jonellus</i>	5
<i>Bombus</i>	<i>lapidarius</i>	870
<i>Bombus</i>	<i>lucorum</i>	130
<i>Bombus</i>	<i>pascuorum</i>	249
<i>Bombus</i>	<i>pratorum</i>	268
<i>Bombus</i>	<i>runderarius</i>	4
<i>Bombus</i>	<i>runderatus</i>	1
<i>Bombus</i>	<i>rupestris</i>	6
<i>Bombus</i>	<i>sp</i>	2
<i>Bombus</i>	<i>sylvarum</i>	70
<i>Bombus</i>	<i>sylvestris</i>	128
<i>Bombus</i>	<i>terr/luc</i>	707
<i>Bombus</i>	<i>terrestris</i>	669
<i>Bombus</i>	<i>vestalis</i>	128
<i>Ceratina</i>	<i>sp</i>	2

Genre	espèce	abondance
<i>Chelostoma</i>	<i>sp</i>	11
<i>Colletes</i>	<i>cunicularius</i>	80
<i>Colletes</i>	<i>sp</i>	1
<i>Dasypoda</i>	<i>hirtipes</i>	761
<i>Eucera</i>	<i>sp</i>	80
<i>Halictus</i>	<i>compressus</i>	5
<i>Halictus</i>	<i>maculatus</i>	34
<i>Halictus</i>	<i>monilapis</i>	466
<i>Halictus</i>	<i>patellatus</i>	2
<i>Halictus</i>	<i>quadricinctus</i>	56
<i>Halictus</i>	<i>rubicundus</i>	642
<i>Halictus</i>	<i>scabiosae</i>	691
<i>Halictus</i>	<i>sexcinctus</i>	9
<i>Halictus</i>	<i>simplex</i>	6
<i>Halictus</i>	<i>smaragdulus</i>	1
<i>Halictus</i>	<i>subauratus</i>	8
<i>Halictus</i>	<i>tumulorum</i>	720
<i>Heriades</i>	<i>sp</i>	11
<i>Hoplosmia</i>	<i>sp</i>	34
<i>Hylaeus</i>	<i>sp</i>	94
<i>Lasioglossum</i>	<i>aeratum</i>	7
<i>Lasioglossum</i>	<i>albipes</i>	49
<i>Lasioglossum</i>	<i>bluethgeni</i>	248
<i>Lasioglossum</i>	<i>calceatum</i>	1082
<i>Lasioglossum</i>	<i>corvinum</i>	40
<i>Lasioglossum</i>	<i>costulatum</i>	15
<i>Lasioglossum</i>	<i>crassepunctatum</i>	3
<i>Lasioglossum</i>	<i>fulvicorne</i>	217
<i>Lasioglossum</i>	<i>glabriusculum</i>	26
<i>Lasioglossum</i>	<i>intermedium</i>	1
<i>Lasioglossum</i>	<i>interruptum</i>	146
<i>Lasioglossum</i>	<i>laevigatum</i>	39
<i>Lasioglossum</i>	<i>laticeps</i>	420
<i>Lasioglossum</i>	<i>lativentre</i>	89
<i>Lasioglossum</i>	<i>leavigatum</i>	2
<i>Lasioglossum</i>	<i>leucopus</i>	1
<i>Lasioglossum</i>	<i>leucozonium</i>	316
<i>Lasioglossum</i>	<i>lineare</i>	581
<i>Lasioglossum</i>	<i>majus</i>	93
<i>Lasioglossum</i>	<i>malachurum</i>	6314
<i>Lasioglossum</i>	<i>marginatum</i>	2216
<i>Lasioglossum</i>	<i>mediterraneum</i>	1
<i>Lasioglossum</i>	<i>minutissimum</i>	286
<i>Lasioglossum</i>	<i>morio</i>	575

Genre	espèce	abondance
<i>Lasioglossum</i>	<i>nigripes</i>	1
<i>Lasioglossum</i>	<i>nitidiusculum</i>	2
<i>Lasioglossum</i>	<i>nitidulum</i>	2
<i>Lasioglossum</i>	<i>pallens</i>	258
<i>Lasioglossum</i>	<i>parvulum</i>	3
<i>Lasioglossum</i>	<i>pauperatum</i>	209
<i>Lasioglossum</i>	<i>pauillum</i>	779
<i>Lasioglossum</i>	<i>politum</i>	147
<i>Lasioglossum</i>	<i>prasinum</i>	2
<i>Lasioglossum</i>	<i>punctatissimum</i>	163
<i>Lasioglossum</i>	<i>puncticolle</i>	49
<i>Lasioglossum</i>	<i>pygmaeum</i>	16
<i>Lasioglossum</i>	<i>sabulosum</i>	4
<i>Lasioglossum</i>	<i>semilucens</i>	1
<i>Lasioglossum</i>	<i>sexnotatum</i>	58
<i>Lasioglossum</i>	<i>subhirtum</i>	211
<i>Lasioglossum</i>	<i>truncaticolle</i>	2
<i>Lasioglossum</i>	<i>villosulum</i>	121
<i>Lasioglossum</i>	<i>xanthopus</i>	69
<i>Lasioglossum</i>	<i>zonulum</i>	472
<i>Megachile</i>	<i>sp</i>	13
<i>Mellita</i>	<i>sp</i>	96
<i>Nomada</i>	<i>sp</i>	1226
<i>Osmia</i>	<i>bicolor</i>	199
<i>Osmia</i>	<i>cornuta</i>	7
<i>Osmia</i>	<i>rufa</i>	118
<i>Osmia</i>	<i>sp</i>	159
<i>Panurgus</i>	<i>sp</i>	2
<i>Sphecodes</i>	<i>sp</i>	148
<i>Stelis</i>	<i>sp</i>	7
<i>Tetralonia</i>	<i>sp</i>	1
<i>Xylocopa</i>	<i>iris</i>	1
<i>Xylocopa</i>	<i>valga</i>	5
<i>Xylocopa</i>	<i>violacea</i>	16
Total général		41104

Annexe 6 : Propositions d'études complémentaires

1. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des sites de nidification

A l'avenir, nous pensons qu'il serait intéressant de confronter les résultats obtenus par la méthode d'observation indirecte des capacités des lisières forestières à fournir des sites de nidifications aux *Andrènes* avec une méthode d'observation directe. Par exemple la mise en place de tentes à émergence sur les lisières forestières à la tombée de la nuit, quand les abeilles sont retournées à leurs nids et en les observant le lendemain matin (ex. Kim et al. 2006, Julier et Roulston 2009) le permettrait. Il resterait cependant à définir le nombre de tente à émergence à positionner sur un linéaire de lisière d'une longueur connue. De plus, nous espérons à terme pouvoir faire identifier les *Nomada* à l'espèce afin de préciser quelles espèces d'*Andrènes* y nidifient effectivement.

De même pour connaître de manière directe les capacités des lisières forestières à fournir des sites de nidification pour les espèces cavicoles on peut proposer :

- L'installation de nasses à émergence positionnées sur les troncs ou les branches à la tombée de la nuit, quand les abeilles sont retournées à leurs nids
- L'utilisation de nids pièges récoltés en fin de saison (Sobek et al. 2009)
- L'observation directe des trous de sortie des colonies.
- Ou la mise en place d'un suivi des reines de Bourdons en utilisant leur comportement de recherche de sites de nidification au début du printemps (Lye et al. 2009).

2. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des ressources florales

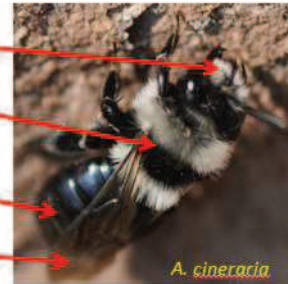
Pour étudier les capacités des lisières forestières à fournir des ressources florales aux abeilles, la méthode d'observation des interactions plante-pollinisateurs via la capture au filet est la plus simple à mettre en œuvre. Cependant l'observation sur les arbres est plus compliquée. Dans ce cas l'analyse des pollens retrouvés dans des nids pièges est intéressante (e.g. Jauker et al 2012) mais comment le faire pour les espèces terrioles ?

Nous proposons le protocole suivant :

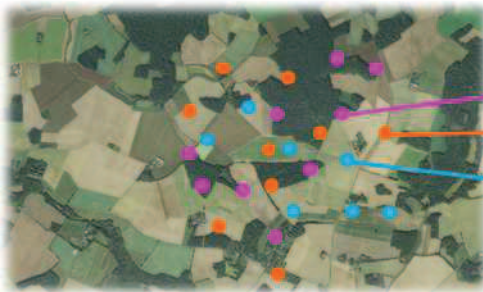
- **Plan d'échantillonnage :**

- Choisir des espèces reconnaissables sur le terrain : ex *Andrena nitida*, *Andrena haemorrhoa*, *Andrena cineraria*, *Halictus scabiosae*, *Halictus rubicundus*.

- Face blanche
- Thorax bicolore à bande noire et blanche
- Abdomen noir peu poilu à reflet bleuté
- Aile légèrement fumée



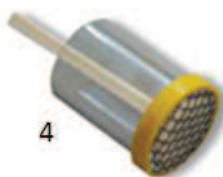
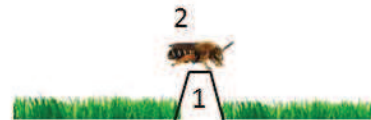
- **Sur le terrain : repérage des nids potentiels**



Nids sp 1
Nids sp 2
Nids sp 3

Passage plusieurs fois pour prélever le pollen sur le corps des femelles retournant au nid

- 1 : fermeture du nid avec gobelet transparent
- 2 : repasser sur le nid pour prélever abeille sur le gobelet



Grille marquage reine

- 3 : enfermer l'abeille dans un tube, le placer dans une glacière
- 4 : après 5 ou 10 minutes sortir l'abeille pour procéder au prélèvement de pollen
- 5 : placer le pollen dans un tube ependorf annoté
- 6 : relâcher l'abeille, une fois réchauffée elle repartira

- **Analyse pollen :**

- Identifier les pollens des ligneux jusqu'à l'espèce
- Identifier les pollens des herbacés jusqu'à la famille
- Compter le nombre de grain de pollen de chaque espèce ou famille



Ce protocole permettrait donc de connaître les proportions d'espèces ligneuses (arbres et buissons) contenues dans les pollens rapportés au nid (ex: merisier, aubépine, saule, châtaignier, chêne, prunellier, pommier, ronces, hêtre, noisetier, ericacés...), d'en faire des comparaisons à différents moments de la saison et dans différents paysages.

3. Evaluation des capacités des lisières forestières à fournir des sites d'hibernation

Pour étudier les capacités d'accueil des lisières forestières en termes de sites d'hibernation on peut imaginer un suivi utilisant le comportement de recherche des futures reines de bourdons comme cela se fait déjà pour définir les zones propices à leur nidification (Lye et al. 2009).

4. Estimation du service rendu

L'un des volets du projet Bilisse était l'évaluation des services écosystémiques rendus par les lisières forestières à l'agriculture.

En parallèle des mesures de densités et de diversité d'abeilles dans les cultures à différentes distances des lisières forestières, une étude du rendement agricole a été conduite dans les vergers de pommiers du Cher (18), afin de coupler les inventaires d'abeilles avec des estimations du service rendu.

Dans 2 vergers du plan d'échantillonnage des abeilles, la production quantitative (nombre de pommes par branche, poids des pommes) et qualitative (nombre de pépins par pomme, indice d'asymétrie du fruit) de pommes a été mesurée. Chaque verger comportait 1 placette en lisière forestière, 1 en lisière non forestière et 1 en cœur de verger, 12 arbres par placette, 4 branches par arbre et 2 modalités de pollinisation par branche : la pollinisation manuelle qui représente la pollinisation maximale, il s'agit donc du témoin et la pollinisation libre où aucune intervention n'est appliquée (cf figure 1 ci-dessous).

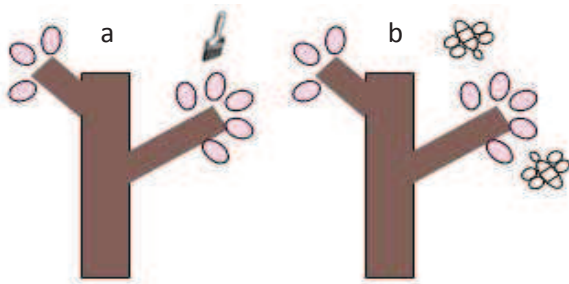


Figure 1 : Modalité de pollinisation : a = manuelle ; b = libre

Les variables de rendement ont été mesurées à 3 étapes de la fructification (Mai, juin et août). Les résultats montrent un effet significatif de la modalité de pollinisation sur le nombre de pépins (mais pas sur le nombre de pommes), significativement plus grand après une pollinisation manuelle. Même si les pollinisateurs sont plus abondants en lisière qu'en verger, quel que soit le type de lisière (forestière, jachère, céréale) (Chapitre 4), on n'observe pas de différences significatives de rendement en fonction de la position. Dans la modalité de pollinisation libre, les pommes tendent même à être plus petites et plus asymétriques en lisière forestière (Baltzinger 2011). Comme le rendement est évidemment susceptible d'être influencé par d'autres facteurs que la densité d'agents pollinisateurs en lien avec la distance à la lisière forestière, notre protocole était conçu pour isoler ces différents facteurs de confusion. Les contraintes pratiques rencontrées dans la calibration du protocole (difficultés techniques de pollinisation manuelle, pic de fertilité du pollen, pic de réceptivité des fleurs, problèmes d'auto-incompatibilité chez le pommier, efficacité des filets anti-prédateurs auxiliaires, faible nombre de réplicas) nous encouragent à modérer la validité des résultats ici observés.

Il s'agissait bien évidemment ici d'une première approche. Un protocole plus complet, avec d'autres modalités de pollinisation comme des fleurs mises sous filets insect-proof ou des mesures du nombre de visites aux fleurs sont nécessaires pour mieux évaluer de possible déficit de pollinisation en fonction de la position dans le verger (Vaissière et al. 2011). En guise de perspectives, d'autres paramètres des pommes pourraient être analysés, notamment la durée de conservation des fruits, liée à la conformation et à la pollinisation.

Annexe 7 : Valorisations dans le cadre de cette thèse et activités d'enseignement

Article scientifique paru:

- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., Bouget, C., 2014. Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, 4, 4: 370–380.

Article scientifique soumis:

- Bailey S., Dufrêne M., Roche P., Bouget C. Are arthropod-mediated ecosystem services or dis-services driven by landscape forest cover or distance to forest edge in agricultural landscapes? (article soumis au journal : *Agriculture, Ecosystems and Environment*)

Article de vulgarisation:

- Bailey, S., Bouget, C., Nusillard, B., 2014. Forêt : gîte et couvert offerts aux abeilles. n° 44, p.8-9. Bulletin 2014 de l'Arboretum du Vallon de l'Aubonne, Une forêt d'abeilles.
- Bailey, S., Bouget, C., Nusillard, B., 2011. Forêt : gîte et couvert offerts aux abeilles. n° 162, p. 21-24. *Revue Insectes (OPIE)*
- Bailey, S., Bouget, C., Nusillard, B., 2011. Importance des pollinisateurs sauvages. *Le Son de la Biodiversité*. p2-5.

Chapitre d'ouvrage :

- Bailey, S., Requier, F., Lagarde, N., Nusillard, B., Bouget, C., (sous presse) Effets des éléments boisés sur les abeilles sauvages dans différents paysages agricoles. Etude des lisières forêt-colza et forêt-verger. *Abeilles et paysages*, Editions Quæ.

Poster:

- Bailey, S., Lagarde, N., Requier, F., Nusillard, B., Bouget, C., 2011. Effects of woody elements on wild bee populations in agricultural landscapes. 12th European Ecological Federation Congress: Responding to rapid environmental change 25/09/2011-29/09/2011, Avila, ESP.

Communications scientifiques avec actes:

- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Moliard, C., Lagarde, N., Roberts, S., Potts, S., Roche, P., Bouget, C., 2012. Effects of woody elements on wild bee population in rapeseed field. How distance from forest edge influences rapeseed field bee pollinators? 3rd European Congress of Conservation Biology, Glasgow, GBR, 28/08/2012
- Bailey, S., Lagarde, N., Nusillard, B., Moliard, C., Roche, P., Bouget, C. - 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans différents paysages agricoles : Etude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Abeilles et paysages 11/10/2011-11/10/2011, Toulouse, FRA.

Communications scientifiques sans actes:

- Bailey S., Requier F., Nusillard B., Moliard C., Lagarde N., Robert, S., Potts, S., Roche, P., Bouget, C., 2012. Effects of woody elements on wild bee population in rapeseed field. Effect of distance from forest edge on bee pollinators in oilseed rape fields depends on life history traits. 6ème rencontre du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones, Epernay, FRA, 25/09/2012.
- Bailey, S., Bouget, C., 2011. Abeilles et forêts. Ateliers REGEFOR "Les services écosystémiques rendus par les forêts" 14/06/2011-16/06/2011, Nancy, FRA.
- Bailey, S., 2011. Effets des forêts sur les populations d'abeilles sauvages et la régulation de l'efficacité de la pollinisation dans différents paysages à dominante agricole. Rencontre Apoidea-Gallica 22/01/2011-23/01/2011, Orsay, FRA.

Animations :

- Bailey, S. 2012. Présentation des travaux menés à Irstea sur les populations d'abeilles sauvages: Etude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Assemblée générale du CETA apicole du Loiret. 4/02/2012
- Bailey, S. 2012. Abeilles et paysages, intérêts des éléments boisés pour les abeilles sauvages dans divers paysages agricoles. Réunion annuelle de la Commission d'Orientation et des Programmes de la station expérimentale de La Morinière, Saint Epain, FRA, 27/11/2012

Autres :

- Animation nature auprès de l'association « Les amis de la forêt d'Orléans » autour des abeilles sauvages, mai 2014.
- Tenue d'un stand aux journées du développement durable à Montargis, 31 mars et 1er avril 2012.
- Tenue d'un stand « abeilles et forêt » aux journées « Arbothema » à l'Arboretum des Barres (Nogent-sur-Vernisson, 45), 6 novembre 2011.

Activités d'enseignements**2012 : Master 2 BOPE** Université d'Orléans

Module « Gestion des Ecosystèmes Terrestres » _ Abeilles et paysage : 3h

2012 : Master 1 BOPE Université d'Orléans

Module « Ecologie du paysage » _ Appliqué aux abeilles : 2h

2012 : Intervention auprès des BTS GPN du LEGTA des Barres (45) lors de leur MIL (Module d'Initiative Locale) : Construction d'un hôtel à abeilles et Installation de parterres fleuris propices aux abeilles.

2011 : Master 2 BOPE Université d'Orléans

Module « Gestion des Ecosystèmes Terrestres » _ Abeilles et paysage : 3h

2011 : Licence 3 BOPE Université d'Orléans

Module « Statistiques » _ Les biais d'échantillonnage, cours : 2h / TD : 2x 3h

Résumé long

Les abeilles sont essentielles à la pollinisation d'un grand nombre de cultures et de fleurs sauvages. Certains travaux suggèrent que des assemblages de pollinisateurs sauvages plus diversifiés et plus abondants fournissent un service de pollinisation plus stable et efficace sur les saisons et les années pour une plus grande gamme de culture. Cependant, dans les pays industrialisés, plusieurs études ont montré le déclin de leurs populations. Parmi les principales causes mises en avant pour expliquer ce déclin, figurent la rupture de l'équilibre entre milieux semi-naturels et anthropisés ou agricoles dans la mosaïque paysagère et l'intensité des pratiques agricoles.

Le maintien des populations d'abeilles sauvages est fortement dépendant de la disponibilité, dans le rayon de déplacement de l'espèce, des ressources floristiques alimentaires (abondance, diversité, continuité) ainsi que de l'offre en sites d'accouplement et en micro-habitats et matériaux nécessaires à la nidification et à l'hivernage.

Plusieurs études à travers le monde ont montré l'importance des espaces boisés à proximité des cultures pour assurer l'efficacité du service de pollinisation, en milieu tropical et tempéré. Nous avons montré dans une analyse bibliographique regroupant 69 études que l'effet de la proximité à la forêt ou de la proportion de forêt dans le paysage sur deux services (pollinisation et contrôle des ravageurs) et un dis-service écosystémiques (présence de ravageur) rendus par les arthropodes aux cultures, dépend de trois paramètres principaux: (i) la capacité de dispersion des arthropodes, (ii) les exigences écologiques des arthropodes pendant la période d'étude, et (iii) le biome où l'étude a eu lieu.

Nos propres travaux fournissent les premiers exemples approfondis en milieu tempéré de l'intérêt des lisières forestières pour les pollinisateurs.

A l'échelle de la parcelle (colza et verger de pomme) nous avons démontré que les lisières forestières sont le site de nidification ou d'accouplement pour un nombre important d'espèces printanières, notamment du genre *Andrena*. De plus, elles offrent dès le début du printemps une diversité de ressources florales favorables à la diversité des abeilles.

D'après nos résultats, la taille et la forme des parcelles peuvent avoir un impact négatif sur la diversité des abeilles sauvages, qui régresse à l'intérieur du champ avec la distance à la lisière, notamment en fonction de leur capacité de vol.

De façon plus générale, nous avons montré que différents groupes écologiques prospectent différents types de lisières en fonction de leurs traits d'histoire de vie et de leurs exigences écologiques. Ainsi l'intérêt des lisières forestières pour les abeilles varie dans la saison en fonction des groupes écologiques étudiés et des ressources qu'elles leur offrent tout au long de leur période d'activité.

Enfin, à l'échelle paysagère, les cultures de colza en fleur représentent des taches de ressources florales dominantes et attractives, qui pourraient connaître un influx important d'abeilles depuis les habitats semi-naturels environnants, puis réciproquement lorsqu'elles fanent. Contrairement à d'autres travaux, nos résultats, dans la limite des jeux de données dérivés pour aborder cette hypothèse, ne montrent pas de tels patrons.

A la lumière de nos résultats et de ceux de la littérature, nous suggérons que l'aménagement agro-écologique des territoires agricoles intègre (i) des lisières forestières dans un réseau de zones favorables aux abeilles, au sein de la matrice agricole, en considérant les besoins des différentes espèces et groupes écologiques ainsi que leur capacité de vol, et (ii) des systèmes agricoles plus extensifs qui permettent à la fois le maintien de la biodiversité et des services associés, indispensables à la durabilité de l'agriculture.

Samantha BAILEY

Quelle est la contribution des lisières forestières à la structuration des assemblages d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles ?

Résumé :

Des assemblages de pollinisateurs sauvages plus diversifiés et abondants fourniraient un service de pollinisation plus stable et efficace pour une plus large gamme de cultures. La rupture de l'équilibre entre milieux semi-naturels et anthropisés dans la mosaïque paysagère est souvent invoquée pour expliquer le déclin des pollinisateurs. Le maintien des abeilles sauvages est fortement dépendant de la disponibilité, dans le rayon de dispersion de l'espèce, des ressources floristiques et des micro-habitats de nidification et d'hivernage.

Nous avons analysé dans une synthèse bibliographique l'effet de la proximité à la forêt ou de la proportion de forêt dans le paysage sur deux services (pollinisation et contrôle des ravageurs) et un dis-service écosystémiques (ravageurs) rendus par les arthropodes aux cultures.

Nos propres travaux fournissent les premiers exemples approfondis en milieu tempéré de l'intérêt des lisières forestières pour les abeilles pollinisatrices des cultures. A l'échelle de parcelles de colza et de pommiers, nous avons démontré que les lisières forestières (i) sont le site de nidification/accouplement de nombreuses espèces printanières, (ii) offrent dès le début du printemps une diversité de ressources florales favorables, et (iii) ont un intérêt variable dans la saison en fonction des groupes écologiques d'abeilles. La diversité des abeilles sauvages régresse à l'intérieur du champ avec la distance à la lisière, en fonction des capacités de vol.

A la lumière de nos résultats, nous suggérons un aménagement agro-écologique des territoires agricoles intégrant des lisières forestières dans une trame arborée favorable aux abeilles.

Mots clés : Abeilles sauvages, Lisières forestières, Cultures entomophiles, Supplémentation, Complémentation, Habitats partiels, Traits écologiques

How do forest edges drive wild bee assemblages in agricultural landscapes ?

Abstract :

More diverse and abundant assemblages of wild pollinators should provide a more stable and effective pollination service for a wider range of crops. The disruption of the balance between semi-natural and man-made environments in the mosaic landscape is often invoked to explain the decline of pollinators. The survival of wild bees is highly dependent on the availability, within species dispersal radius, of both floral resources and nesting and wintering micro-habitats.

In a literature review, we analyzed the effect of proximity to the forest or the proportion of forest in the landscape on both ecosystem services (pollination and pest control) and dis-services (pests) provided by arthropods to crops.

Our own work provides the first in-depth demonstration of the interest of forest edges for bees pollinating crops in temperate regions. At the scale of oilseed and apple crops, we demonstrated that forest edges (i) are the nesting / mating sites for many spring species, (ii) provide a diversity of favorable floral resources at early spring, and (iii) have a season-dependent interest for bee guilds. The diversity of wild bees decreases within the field with distance from the edge, depending on the bee flight abilities.

In light of our results, we suggest an agro-ecological management of agricultural land incorporating forest edges in a woody network in favour of wild bees.

Keywords : Wild bees, Forest edges, Entomophilous crops, Supplementation, Complementation, Partial habitats, Ecological traits



Irstea
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson
(France)

